Evolución
El Curso de la Vida

Milton Gallardo Narcisi

Primera Edición Electrónica
Distribución gratuita



Universidad Austral de Chile
Facultad de Ciencias
Instituto de Ciencias Marinas y Limnológicas

REGISTRO DE PROPIEDAD INTELECTUAL
A-276765 / 11 de abril de 2017, Chile.

ISBN
978-956-390-001-9

FORMA DE CITARLO
Gallardo, M.H. 2017. EVOLUCIÓN. EL CURSO DE LA VIDA. Primera Edición Electrónica.
http://sitiosciencias.uach.cl/EvolucionElCursodelaVida2017.pdf

¡Gracias!



Evolución
El Curso de la Vida

Milton Gallardo Narcisi

Primera Edición Electrónica
Versión corregida y aumentada de la primera edición en papel.

Distribución gratuita.



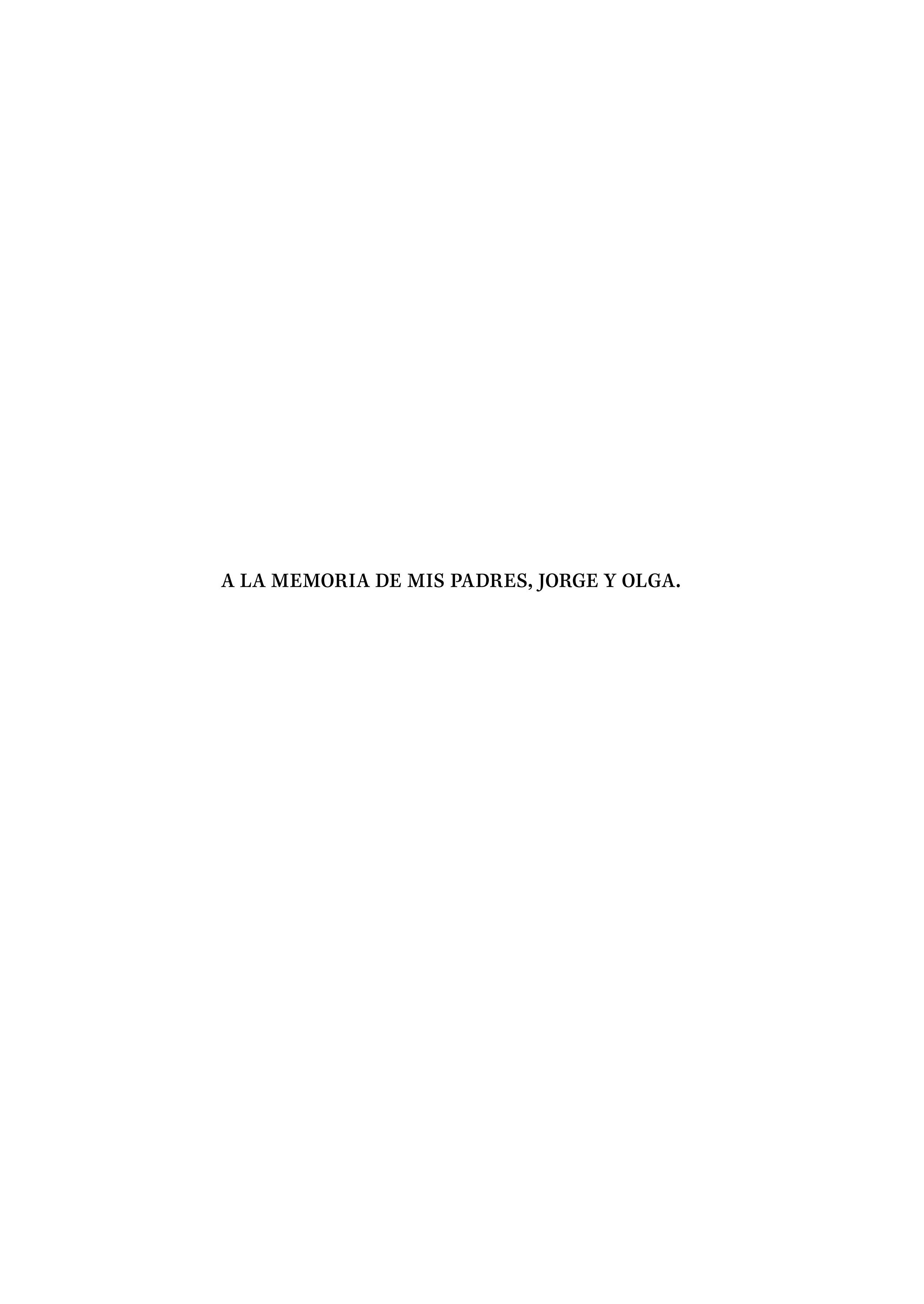
Universidad Austral de Chile
Facultad de Ciencias
Instituto de Ciencias Marinas y Limnológicas

Diseño, diagramación, composición de ilustraciones y corrección de textos
Ricardo Mendoza Rademacher

Ilustración de especies de flora y fauna
Pablo Schalscha Doxrud

Primera Edición, en papel:
Editorial Médica Panamericana, Buenos Aires, 2011.

Registro de Propiedad Intelectual A-276765 — 11/04/2017 — Chile.



A LA MEMORIA DE MIS PADRES, JORGE Y OLGA.

A science which hesitates to forget its founders is lost.
[Una ciencia que vacila para olvidar a sus fundadores está perdida].

A.N. Whitehead: **The Aims of Education and Other Essays,** 1967.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis amigos de larga data y a aquellos que, como novedades evolutivas, tienen un registro que se sitúa entre la primera y la segunda edición de este **Curso de la Vida.** Entre ellos, a mi amigo José Núñez, cuya mente inquisidora me acompañó a exprimir el árbol de la vida y brindó sólido apoyo académico para la realización de esta obra. También a mis amigos Elkin Suárez y Leila Díaz por su cariño, sugerencias, apoyo constante, y fecundas asociaciones científicas. A Antonia Torres, amiga de tertulias abisales y surcos cognitivos. A mi ex alumno Jorge Torres Paz, por su transparente perspicacia, espontaneidad social y generosidad intelectual.

Agradezco muy especialmente a la Rectoría de la Universidad Austral de Chile, a la Facultad de Ciencias y al Instituto de Ciencias Marinas y Limnológicas de dicha Facultad por el aporte directo para editar esta obra. También deseo mencionar a la Secretaría Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (SENESCYT) de Ecuador que, a través del Programa Prometeo (2012-2013), permitió entregar mi experiencia científica, conocer la realidad científico-educacional del país y las míticas Islas Galápagos. Agradezco a mis colegas ecuatorianos Oswaldo Báez (Universidad Central) y Mario H. Yáñez, Director del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales, por su generosa acogida. A mi buena amiga Neida Andi Arimuya, cuya sabiduría del Putumayo me introdujo en la etérea dimensión espiritual. A Jefferson García, biólogo de campo que, entre hoacines y tertulias, me ha adoptado como padre putativo, enriqueciendo nuestras vidas. En la misma línea, a mi hermano Efrén Nango Tsetsekip que, con tesón y optimismo, busca un mejor futuro para sí mismo y su comunidad, espero que la vida premie sus esfuerzos insomnes. A Camilo Mestanza y Diana Véliz, mi gratitud por haberme permitido guiarlos académicamente y por brindarme su amistad alegre y sin dobleces. A mis amigos Luis Emilio Rojas y Sciara Wirth por su calor humano, hospitalidad y entrega anónima en pos de su emblemático proyecto educacional amazónico. A Tibaldo Sierra y esposa, que en un entorno de sol y mar caribeño contribuyeron al ordenamiento de ideas nebulosas.

A mis amigos Gabriel Lopardo y María Susana Pillado, por su serenidad noble, apoyo constante y mirada clara; gracias por iluminar el invierno, bajo cualquier cielo. A Irina Bakloushinkaya y familia, cuya generosidad intelectual y férrea amistad me ha regalado una familia en ultramar. A María Emilia García e hijos y a Gonzalo Silva por los largos años de caminar juntos en co-

munión de afectos. A Haidée Cifuentes y Andrés Álvarez, Leonardo Gálvez, y a la tía Ema Barría e hijos, por su cariño sureño a prueba de balas.

A mi hermano Jorge Gallardo y familia, que con renovado afecto ha compartido el desarrollo de mis ideas mientras la vida fluye entre soles, nieblas y viajes. A mi amigo Ricardo Mendoza Rademacher y familia, cuya pupila de lince y sensibilidad estética ha diagramado esta obra entre mates y divagaciones poliploides. A Jim Kenagy por su modestia académica y serena amistad.

A mi amiga Emilia Schublin Arias y familia que con corazón verde y generoso, como el jardín de sus sueños, me ha conectado con la belleza natural. También debo mencionar a Mónica Barbet-Claus, Sabine Eikermann y Carlos Kinast y su familia, con quien cultivamos una amistad que se remonta a nuestra adolescencia liceana.

A mis amigos José Luis Bulnes y Yasna Córdova por su optimismo, generosidad y aliento constante. Al extenso clan Matthews-Schele por tantas y tantas sendas de conectividad y compañerismo. Con especial cariño, a Wesley Matthews y familia, cuyo entorno ayudó a cimentar mi visión biológica. A mi sobrina Paola Solís e hijos, que con alegría y cariños zurcen cicatrices pretéritas y tejen sueños incontaminados. A Rodrigo Mellado y familia, David Mayorga y familia, Francisco Parra, María Elena Moreno, Jorge Valenzuela y familia, Rodrigo Acuña, Jorge Cares, Rosalie Schele, Raúl Bahamonde, Mireya Briones, Verónica Zondek y Ute Graf, amigos fieles de meandros y norias. A mi viejo amigo Arzobindo Campos y familia, que nos ha brindado junto a mis estudiantes, hospitalidad y calor de hogar en las innumerables campañas de recolección de fauna en Lonquimay.

Hago propicia la ocasión para agradecer también a los pequeños mamíferos que fueron sacrificados sin saber de su entrega a la investigación, ni de mis sueños y desvelos.

Gracias a todos Uds. por alentarme en el desarrollo de mi pensamiento, más acorde con la unidad mente–naturaleza.

Milton Gallardo N.
Valdivia, Marzo de 2017.

CONTENIDO

PRIMERA PARTE: EL CURSO DE LA VIDA

PRÓLOGO

Luis Eugenio Andrade Pérez[*]

Evolución: el Curso de la Vida, libro que el profesor Milton Gallardo Narcisi entrega a la comunidad científica, sin duda habrá de causar un gran impacto entre estudiantes, investigadores y el público interesado en el estado del arte de la teoría de la evolución biológica. En esta obra el autor presenta los fundamentos del darwinismo y del neodarwinismo, enriquecidos con los aportes de la biología molecular, la genómica comparada, la citogenética, la embriología y la biogeografía, explicando de modo claro y riguroso las dificultades que se presentan en la reconstrucción de filogenias para identificar los ancestros comunes, así como los fenómenos de parafilia y convergencia evolutiva. El profesor organiza los argumentos que cuestionan la tesis darwiniana de la divergencia gradual a partir de ancestros comunes y el papel casi exclusivo de la selección natural, proponiendo que es equivocado concebir la macroevolución entendida como la emergencia de los grandes taxones reconocidos como dominios, reinos, phyla, subphyla y clases, como un fenómeno extrapolable de la microevolución o especiación. Esta tesis se inscribe en el debate contemporáneo que cuestiona al neodarwinismo por su incapacidad de responder al problema del origen de los planos corporales, las variaciones evolutivas y las transiciones abruptas. Entre las escuelas que cuestionan en mayor o menor medida al neodarwinismo tenemos:

1) La *termodinámica de sistemas y las teorías de la autoorganización,* las cuales piensan el origen de la vida como el resultado de una interacción sinérgica entre catalizadores que facilitan la síntesis de materia orgánica, y no como producto de la selección natural de replicadores prebióticos. Enfoque que invita a una aproximación sistémica desde la físico-química. En este sentido, el profesor adhiere a la tesis de Woese y Koone que conciben al ancestro común más antiguo (LUCA) como un entramado de macromoléculas catalíticas (micro-ARNs y péptidos) que dieron lugar a una diversidad de sistemas abiertos en la forma de una

* Profesor del Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. leandradep@unal.edu.co

comunidad de progenotes que evolucionaban por simbiosis y transferencia permanente de moléculas informacionales entre ellos, antes de cristalizar en los tres tipos fundamentales de células existentes (Bacteria, Arquea, Eucaria). De modo que la amplia diversidad genética microbiana hace aproximadamente 4.000 Ma caracterizó las etapas iniciales de la evolución y posibilitó su curso posterior.

2) Las *teorías simbióticas,* entre ellas la *endosimbiosis* de Lynn Margulis que explica los orígenes de las células eucarióticas a partir de ancestros procariotas que se integraron, además del intento posterior de Scott Gilbert de generalizar esta idea para explorar el origen de la multicelularidad, la diversidad de las plantas y de los planos corporales de los animales. Por ejemplo las convergencias morfológicas entre protozoos de phyla diferentes se explican porque comparten paquetes de genes transferidos entre ellos. Idea congruente con la observación de Mereskovsky sobre las semejanzas entre los cloroplastos y las cianobacterias. Además, postuló que la simbiosis entre alga y hongo da lugar a los líquenes, fenómeno considerado en su momento como rareza o accidente histórico, y que hoy en día se convierte en un mecanismo general de evolución, tal como lo explica nuestro autor con numerosos ejemplos; además, teniendo en cuenta el estudio comparativo de las secuencias del ADN, muestra cómo unos taxones comparten genes característicos de otros en porcentajes considerables, que no hubieran podido lograrse gradualmente sino por verdaderas fusiones celulares y las consiguientes transferencias laterales de paquetes enteros de genes a consecuencia de procesos de hibridación y simbiosis entre organismos pertenecientes a linajes filogenéticamente distantes.

En consecuencia, la reconstrucción del árbol de la vida lleva a topologías donde las ramas se funden y enredan entre ellas, haciendo innecesaria la hipótesis de que proceden de un único ancestro común.

3) La *teoría de los equilibrios intermitentes,* justificada por la paleontología, que describe la irrupción de una gran diversidad de planos corporales hace 600 millones de años (explosión del Cámbrico), de acuerdo a los fósiles encontrados en el Burgess Shale, donde no ha sido posible identificar un precursor común, contradiciendo el principio del cambio gradual. Teniendo en cuenta que han resultado infructuosos los intentos de explicación mediante mutaciones genéticas y el cambio de condiciones ecoambientales, el profesor recurre a la tesis de Donald Williamson sobre la hibridación y fusión de linajes incipientes para ex-

plicar el origen de los metazoos y la aparición de los estados larvales. Es decir, los planos corporales animales surgieron como quimeras que conllevan morfologías híbridas y ciclos de vida complejos en los que se suceden estadios tan diferentes como las larvas y los adultos, mediante la reprogramación de la expresión de genes. Además, la hibridación experimental entre erizo de mar y ascidia ha producido resultados sorprendentes y discutibles que, aunque no son definitivos, sí constituyen un indicio a favor de la hibridación interfilética como una fuerza evolutiva de gran alcance.

4) La *biología evolutiva del desarrollo* (Evo-Devo) ha propuesto que el principio darwiniano de la mutación genética aleatoria como factor de evolución no se sostiene, dado que las variaciones surgen por modificaciones de la ontogenia, además de que la herencia no se circunscribe a la transmisión de padres a hijos de información registrada en las secuencias del ADN, sino que también hay herencia epigenética de las variaciones surgidas a diversos niveles por influencia de factores del medio ambiente. Aunque, tal como lo reconoce Eva Jablonka, la simbiosis constituye uno de los factores de variación epigenética, Scott Gilbert considera la posibilidad de enmarcar la epigenética dentro de una perspectiva ecológica (Eco-EvoDevo), donde las interacciones entre los tejidos animales y los microorganismos jugarían un papel central en la modificación. No obstante, la biología evolutiva del desarrollo permanece fiel al principio de descendencia con modificación a partir de ancestros comunes. La tesis de la adaptación y divergencia gradual influenciada por el medio ambiente ha permitido un acercamiento entre el neo-lamarckismo y el neo-darwinismo, a pesar de las disputas entre ellas para entender justamente cómo se da esta influencia.

5) La *teoría general de sistemas,* formulada entre otros por Bertalanffy, ha estimulado corrientes dentro de la filosofía de la biología que se preocupan por definir un marco teórico alejado del sesgo derivado de la concepción mecanicista de la naturaleza y la concepción malthusiana, individualista y competitiva, de la economía que subyace a la teoría de la selección natural. Entre ellas encontramos la biología sistémica y la biosemiótica, esta última inspirada en Jakob von Uexküll. En esta discusión, el profesor Gallardo profundiza la crítica al darwinismo al mostrar la debilidad axiomática en que se sustenta, debido a la carencia de un principio general inferido a partir de las ciencias físicas, químicas y biológicas que pueda utilizar para derivar axiomas más específicos,

puesto que el principio de selección natural y de la lucha y competencia por los recursos aparece como una impostura, proveniente de una concepción económica que no reconoce la existencia de sinergias ni de cooperación. Así las cosas, el principio de supervivencia del más apto, poseedor de algún tipo de ventaja adaptativa, sería una formulación válida en cualquier circunstancia y por tanto incapaz de resolver el problema del origen de los planos corporales y las variaciones evolutivas. La pretendida universalidad del darwinismo (ancestro común, gradualidad, adaptación a consecuencia de la selección natural) queda cuestionada y, en el mejor de los casos, sería un modelo circunscrito a casos muy especiales donde se han constituido linajes con una clara separación entre células germinales y somáticas (barrera de Weismann) y donde además habría una demostrable separación genética al interior de las poblaciones y, además, entre los individuos que las componen y el mundo microbiano circundante.

En el presente constatamos que estos debates todavía no han cristalizado en una nueva síntesis o consenso sobre una hipótesis alternativa que tenga perspectivas de convertirse en una teoría de la evolución de mayor amplitud y de mayor profundidad lógica.

Con *mayor amplitud* me refiero a una teoría que no se limite al estudio del origen de las especies por diversificación gradual de especies ancestrales, sino que aborde la emergencia de todos y cada uno de los niveles de organización biológica o grandes transiciones como el origen de la vida, la célula procariota, los eucariotas, la multicelularidad, y la macroevolución o aparición de los grandes dominios, reinos, phyla, subphyla y clases en que agrupamos a los seres vivos.

Con *mayor profundidad* me refiero a una mayor solidez de los argumentos, por cuanto se tienen en cuenta las contribuciones de las ciencias físico químicas y sobretodo de otras ramas de la biología como las «ómicas (geno y proteo), la virología, la microbiología, la protozoología, la biología vegetal, la biología de los invertebrados, la embriología, la etología, las neurociencias y la ecología, disciplinas ausentes de la síntesis moderna liderada por Dobzhansky, la cual se basó fundamentalmente en la genética mendeliana y de poblaciones, la taxonomía y la paleontología. A pesar de los invaluables aportes que la síntesis moderna neodarwiniana ha entregado, hoy en día se ha convertido en un impedimento para el desarrollo de la teoría evolutiva, al señalar que las críticas de las escuelas mencionadas contribuyen a ajustar aspectos del

modelo, dejando incólumes la hipótesis de la descendencia con modificación y el papel de la selección natural. Por otra parte se ha querido presentar al neodarwinismo como la garantía exclusiva de cientificidad y como la única visión compatible con una concepción materialista de la realidad, hecho que dificulta la exploración de nuevos marcos conceptuales al interior de la ciencia. No obstante, como lo propone el profesor Gallardo, si se toman en conjunto las objeciones sustentadas por las escuelas mencionadas, podría formularse una nueva hipótesis de trabajo.

En este contexto podemos destacar su valentía cuando se pronuncia sobre el papel protagónico causado por la alopoliploidización (fusión de genomas proveniente de organismos pertenecientes a taxones diferentes), la transferencia genética horizontal, la endosimbiosis intracelular, la simbiosis intercelular, la hibridación interfilética y la reprogramación genética como factores de evolución, fenómenos descritos en la literatura científica, pero que en este libro se examinan a la luz de la genómica comparativa, del estudio de los patrones morfológicos y organizacionales de las diversas formas. Es decir, la simbiosis como marco general que integra a todas las demás escuelas y abre oportunidades para repensar nuevos modelos desde la filosofía de la biología.

En las páginas finales del libro el profesor discute algunos aspectos de las relaciones entre ciencia y humanismo, inspirado en Erwin Schrödinger, y entre naturaleza y ética, inspirado en Baruch Spinoza, poniendo de manifiesto sus motivaciones profundas cuando señala su posición a favor de un naturalismo o neomaterialismo que sustituya al reduccionismo fundamentalista en torno al ADN, por una visión sistémica y holista. De esta manera, el libro abre canales de diálogo constructivo y polémico entre las distintas escuelas de pensamiento evolutivo que debaten al interior de la ciencia, y entre la ciencia y la filosofía en general.

Septiembre de 2016.

PREFACIO A LA SEGUNDA EDICIÓN

Las ideas de Charles Darwin, retocadas y ratificadas por la síntesis evolutiva moderna, derivan de las tenebrosas proyecciones sociopolíticas de Malthus. Esta visión sombría provocó en Darwin un giro isomórfico que retroalimenta al modelo neoliberal de explotación planetaria y humana. La tensión entre ciencia, política e intereses económicos, se señala a menudo en la obra.

El neodarwinismo transgrede el razonamiento deductivo mediante una axiomatización *sui generis* que, además, presume linearidad entre el genotipo y el fenotipo y usa modelos ideales de equilibrio para explicar un fenómeno intrínsecamente dinámico. Su modelo génico-poblacional es básico y extrapolacionista. Utiliza las mutaciones como fuente de variación y a la selección natural como creadora y conductora de un proceso de perfección incesante. La imposibilidad de poner a prueba empíricamente los postulados de la síntesis, la han convertido en un programa adaptacionista, retórico y circular, donde las novedades evolutivas son percutidas ambientalmente porque los organismos son entes pasivos que obedecen reglas. Este neolamarckismo infiere el origen de las novedades evolutivas a partir de los resultados observados, de modo que el pensamiento *post hoc* inunda la arena evolutiva y conduce a la paradoja de que el fin dirigió el proceso. Por otro lado, el paradigma genómico indaga tibiamente en las preguntas evolutivas fundamentales, pero se refocila con la bioingeniería, la transgenia y la biología sintética, reduciendo los organismos a una suerte de *Lego* con impacto económico. Consecuentemente, no debe sorprendernos que aun no se haya logrado aclarar el origen de las especies, de los phyla, de las novedades evolutivas y de la epigénesis.

La intrincada organización genómica del mundo microbiano y la ubicuidad de la transferencia génica lateral (TGL) han puesto a prueba la doctrina de descendencia genealógica con modificación, mientras la sistemática sigue encasquetada en un neodarwinismo cladista de rigurosidad más metodológica que epistemológica. El panorama filogenético animal está repleto de convergencias, paralelismos y polifilias que confunden en vez de orientar sobre el proceso evolutivo. Y no puede ser de otra forma, pues esos conceptos no son sino los rótulos que describen las peculiaridades filogenéticas mencionadas, mas no el proceso que explica su aparición. Los evolucionistas no inquieren acerca del proceso que genera grupos polifiléticos. Simplemente usan el rótulo como si fuese la explicación. Pero la polifilia es la manifestación de

una dinámica empírica, que permite sospechar y poner a prueba las predicciones de un modelo de hibridización introgresiva. Y a pesar de que la hibridización de linajes se considera una anomalía, permitiría resolver recalcitrantes paradojas macroevolutivas. A todas luces, se requiere un modelo empírico más inclusivo, sustentado en una ontología que trascienda el materialismo y se centre en los organismos.

La genética bacteriana señala que la raíz del árbol de la vida ha estado colmada de intercambios y transacciones comunitarias, iniciadas por los progenotes. Los parámetros genético-hibridizacionales y los protocolos de *innovar-compartir* se habrían fijado antes del umbral darwiniano. Los intercambios y transacciones derivarían de la permeabilidad genética y proclividad macromolecular hacia la complejización inherente a los seres vivos. Esta propensión precelular se habría continuado a nivel celular mediante endocitosis, fusión singámica, TGL y simbiosis, cruciales para la eucariogénesis y para originar novedades macroevolutivas. El estudio de la naturaleza señala que no es estrictamente genealógica sino más bien xenológica. Por lo tanto, la búsqueda del ancestro común es un mito y la presunción de que dos rasgos complejos hayan convergido debido a regímenes de selección similares, no explica en absoluto el fenómeno, sino que confunde los hechos. La realidad de las especies carece de fundamentación sólida y el sello único que se les atribuye como punto de inflexión entre la macro y microevolución parece más una predilección semántica que un criterio objetivo.

La ciencia ha seguido progresando sin que se haya logrado claridad al respecto en más de 150 años de investigación.

La primera edición de esta obra se enmarcó mayoritariamente en la visión clásica, cuyos cimientos son removidos en esta segunda edición, para esbozar un modelo evolutivo donde la vida no es un campo de batalla. Hay competencia; pero no como condición *a priori,* porque el primer axioma de la naturaleza es más bien de asociatividad que de competitividad. El dinamismo microbiano, próximo al origen de la vida, es de transacciones, transferencias, cooperación, fagocitosis incompleta, fusiones, simbiosis, etc. Es axiomático que la vida se alimenta de vida (con ciertas excepciones). La carnivoría o la herbivoría no se rigen por una ética partidista, sino por una basada en la naturaleza.

El *Curso de la Vida* debe utilizar y reordenar el conocimiento actual, concediendo importancia a los fenómenos genéticos más recurrentes de la historia de los seres vivientes *(i.e.,* hibridización, singamia, TGL). La evolución es intrínsecamente un proceso de intercambios genéticos, sea por vías sexuadas o asexuadas. Su comprensión no se logrará por analizar la arquitectura biológica resultante, sino por entender el proceso que le da forma. El mecanicismo

darwiniano ha reducido la diversidad de la naturaleza a un paradójico árbol de la vida que evoluciona por poda incesante. No obstante, la integración colaborativa es cosustancial a la naturaleza de lo viviente. De lo contrario, las macromoléculas complejas, la multicelularidad y la simbiosis serían paradojas. Las múltiples rondas de alopoliploidización son hechos, no inferencias. La enorme duplicación génica descrita bien podría corresponder a la rúbrica dejada por eventos de paleopoliploidía, aun inexplorados. En este escenario, la vida evolucionaría de forma sincopada, con una trayectoria reticulada debido a *divergencia y convergencia*. Los pulsos hibridizacionales (convergentes) romperían la lenta divergencia natural *(stasis),* tal como se aprecia en el registro fósil y como lo predicen los equilibrios intermitentes.

Respecto de la probabilidad de estos eventos, en animales marinos el desove anual sincrónico de isogametos se ha repetido aproximadamente 600 millones de veces. Si los dados se han lanzado tantas veces no es improbable que algunos híbridos hayan sido fecundos. La barrera de Weismann está circunscrita a ciertos grupos y existe, a lo más, desde hace 130 Ma. En las plantas con flores, el acervo gamético es reiniciado *de novo* todos los años desde hace 180 Ma y ya sabemos cuán diseminado está el fenómeno en las angiospermas. No obstante, para la síntesis actual la poliploidía vegetal es una excentricidad tolerable, pero sin rango de objeción de principios. Estos antecedentes levantan significativamente la probabilidad de hibridización (con duplicación genómica e introgresión) en congruencia con las rondas de poliploidización descritas para plantas y animales.

Al hacerse macroscópica la vida *(i.e.,* Burgess Shale), emergieron más planes corporales que los actualmente existentes. Ciertas anatomías disparatadas podrían haber surgido por hibridización de linajes como lo demuestran los erizos fértiles, de simetría tetrarradiada, descendientes de fecundar espermios de erizos pentarradiados con huevos de ascidias. Claramente, se puede objetar la escasez de datos al respecto, pero no es de extrañar, porque lo que no se alinea a la explicación darwiniana es aplastado por delirante e inconducente.

En justicia, las inconsistencias filogenéticas (y las tautologías ecológicas) merecen estudiarse mediante un nuevo esquema de investigación, cuyos programas sean independientes del modelo evolutivo de turno. Concebida así, la vida emerge de la colaboración estructural que construye mayor complejidad y autonomía, mientras replica sus códigos genéticos. Emergen nuevos significados, novedades y, consecuentemente, la conciencia, que se despliega en el contexto existencial que nos caracteriza como seres humanos. La dicotomía irreversible entre mente y materia, propia del mecanicismo, sumada al abandono de la metafísica, ha afectado y, en cierta medida, contaminado la

ética natural con una gubernamental o transnacional. Entonces, cabe preguntarse ¿cuáles son las interrogantes evolutivas fundamentales respecto de la vida, de la relación ciencia y sociedad, y de las que atañen al espíritu humano? El marco epistemológico de dicha teoría es terreno aun inexplorado pero claramente la ética de la naturaleza dejaría de ser darwinista, partidista o particionable. El estudio de la evolución es un todo que, al concebir el espíritu humano como manifestación del proceso evolutivo (en vez de atribuirlo a una revelación), supera la dicotomía mente-materia que, desde Descartes, es la base científico-filosófica de la cultura occidental. Así se desprende del pensamiento humanista de Carl Woese, Erwin Schrödinger y Ludwig von Bertalanffy, quienes guían, con genialidad análoga al hilo de Ariadna, este Otro Curso de la Vida.

La naturaleza coopera pero mantiene sus límites de individualidad. Las especies no se aniquilan unas a otras. La flora enterobacteriana de los animales señala su interdependencia. De no existir otro modelo de evolución, la biodiversidad amazónica sería un sinsentido colmado de explicaciones neolamarckianas. Las paradojas indican que el modelo está sobrepasado por los hechos que debería explicar con fundamentos sólidos.

Entonces recobra sentido la cita de A.N. Whitehead en el epígrafe: **la ciencia que se aferra a sus fundadores está perdida.** El darwinismo y el neodarwinismo no leen a la naturaleza. Tautológicamente, se leen a sí mismos.

Milton H. Gallardo N.

Valdivia, Marzo de 2017.

INTRODUCCIÓN

Este texto de Evolución consta de dos partes. La primera, **EL CURSO DE LA VIDA,** toca los puntos más destacados de la Síntesis Moderna o Neodarwinismo. Se ilustra la contribución de grandes figuras que contribuyeron a afiatar el pensamiento evolutivo, pasando por el estudio de la vida en la tierra, el registro fósil y la explosión del Cámbrico. Enseguida se analiza la bioversidad a través de la visión clásica del árbol de la vida, los fenómenos de deriva continental y los intercambios bióticos concomitantes. Continúa el desglose con los estudios de los sistemas complejos y los orígenes del orden, la inferencia filogenética, el análisis de la formación de especies y las preguntas epistemológicas que surgen de la pregunta sobre qué es una especie. En seguida se analizan los métodos y la contribución de la genética poblacional al estudio microevolutivo. Como finalización de la primera parte se estudia el rol de los cromosomas y de los reordenamientos cromatínicos como indicadores de aislamiento reproductivo y de herencia vertical. Enseguida, se desglosan las técnicas y problemáticas surgidas por el advenimiento de la biología molecular y de la marea genómica, que ha permitido conocer mediante secuenciación total, la dinámica del crecimiento e importancia de los genomas en la evolución.

El primer capítulo, sobre el **Origen y Crecimiento del Pensamiento Evolutivo,** pone de relieve las ideas de algunos renombrados científicos europeos que desarrollaron la noción de evolución orgánica con anterioridad a la proposición de Charles Darwin. Este devenir intelectual pasó desde una visión fija de la naturaleza, rígidamente establecida según planes divinos, hacia otra más dinámica y materialista. Se destaca la contribución decisiva de Alfred Russel Wallace en la formulación independiente de la teoría de selección natural, generalmente atribuida a Darwin como único gestor. También se desglosan las contribuciones de Jean Baptiste de Lamarck, célebre e incomprendido investigador francés que impulsaba la herencia de los caracteres adquiridos. El desarrollo de las metodologías moleculares lo ha reivindicado y puesto su pensamiento en el corazón de la epigénesis. También se esboza el pensamiento adaptativo de Darwin.

El capítulo 2, sobre la **Historia Planetaria y Vida Primigenia,** ilustra los esfuerzos por comprender el origen de la vida y sus correlatos con el descubrimiento de fósiles, como evidencia incontrovertible de las transformaciones que ha experimentado la biota. Destacada mención merece la extraordinaria

diversidad faunística de Burgess Shale, hace más de 600 Ma. Sus formas bizarras corresponden a planes corporales únicos y, en muchos casos, inexistentes en la actualidad. El despliegue repentino de estos fósiles genera preguntas punzantes respecto al modo de aparición de las novedades evolutivas. El registro estratigráfico asociado a la ausencia de fósiles en ciertas épocas, señala que la historia de la vida planetaria ha estado marcada por sucesivos eventos de extinción masiva.

El capítulo 3, **Sistemas Complejos y Orígenes del Orden,** describe los procesos físico-químicos que gravitan sobre la materia, caracterizada por su naturaleza autoorganizante. Su comprensión requiere estudiarlos fuera del equilibrio termodinámico, que arroja luces sobre cómo pudo haberse plasmado la vida a partir de partículas elementales. La jerarquía de la vida puede estudiarse mediante la aproximación sistémica de Ludwig von Bertalanffy. Por su grado de complejidad, también se incluye aquí la hipótesis Gaia, que visualiza metafóricamente la tierra como un superorganismo.

En el capítulo 4, **Síntesis Moderna o Neodarwinismo,** se destacan las ideas de Darwin que, unidas al desarrollo de la genética de la primera mitad del siglo XX, sentaron las bases del neodarwinismo. La afirmación sobre la gradualidad del cambio evolutivo dentro de líneas filéticas, colisionó con el desarrollo y despliegue paleontológico que postula un ritmo sincopado del proceso, y una aproximación jerárquica al estudio de la selección natural. Se ilustra además cómo los cultores del paradigma hegemónico *darwinizaron* las ideas fijistas de Mendel y subyugaron la ecología para ajustarla a la doctrina de la *economía de la naturaleza.* Ello ha incidido en que resuenen una vez más las voces disidentes que exigen expandir el marco conceptual de la síntesis.

El capítulo 5 se refiere al **Equilibrio Poblacional,** que fusionó las ideas de Darwin con las de Mendel. Su objetivo consistía en desarrollar una formulación matemática que permitiese demostrar algebraicamente el rol de la selección natural. También se requería determinar la cuantía de cambios en las frecuencias alélicas para poder hacer deducciones y predicciones cuantitativas. Su desarrollo algebraico basado en condiciones de equilibrio permitiría explicar la teoría microevolutiva de Darwin y refutar la herencia mezclada. La genética poblacional es descriptiva y se ajusta al gradualismo filético porque mantiene la especificidad 1:1 entre el fenotipo y el genotipo. Sostiene además que la similitud genética produce morfologías similares, que la microevolución explica la macroevolución, por extrapolación, y que la evolución son cambios en las frecuencias génicas. La aproximación multigénica para explicar los rasgos de naturaleza cuantitativa y variación continua, asume aditividad de las varianzas y permite estimar el coeficiente de selección. Sin

embargo, no explica si el rasgo evolucionó en forma gradual ni cuáles podrían haber sido las presiones ambientales que impulsaron su aparición.

El capítulo 6, **Especies y Especiación: Realidad, Proceso y Resultado,** pone de manifiesto la interminable disputa que rodea la realidad de las especies y los criterios usados para reconocerlas. El concepto de especie biológica es el más conocido y aceptado. Enfatiza el aislamiento reproductivo, pero es limitado en su uso debido a que el mundo microbiano no puede ser adscrito a la categoría de organismos sexuados. Se destaca además la especiación por hibridización de linajes, como lo ejemplifica la poliploidía. La hibridización fue ampliamente reconocida por Darwin, pero es anatema para el neodarwinismo. Finalmente se discuten los alcances epistemológicos que conlleva el reconocimiento de la categoría de especie como el punto de inflexión entre la macroevolución y la microevolución.

El capítulo 7 se refiere al proceso de **Sistemática e Inducción Filogenética,** que como rama subsidiaria a la sistemática, describe las relaciones de parentesco entre los organismos. El estudio de las homologías derivadas de la doctrina de ancestría común es la piedra angular para la reconstrucción filogenética clásica, basada en diferentes algoritmos, procedimientos y estrategias que optimicen los resultados. Se discute sobre la exclusividad de la herencia vertical y acerca de la doctrina de descendencia con modificación en los análisis filogenéticos. Llama la atención el alineamiento irrestricto de la filogenética a la metodología dicotómica cladista, aunque existen evidencias sólidas de reticulación evolutiva. La reticulación es mejor representada por redes que mediante árboles dicotómicos. Se discute si el análisis filogenético debiera estar al servicio de la teoría evolutiva vigente en vez de buscar las relaciones entre los organismos con independencia de la teoría vigente.

El capítulo 8 se enfoca en el principio de **Descendencia con Modificación y el Árbol de la Vida** en un análisis que abarca los tres dominios bióticos. Esta clasificación tripartita reemplazó a la visión previa basada en cinco reinos. Su trascendencia evolutiva se analiza nuevamente en la segunda parte de este libro.

El capítulo 9, **Biogeografía, Deriva Continental y Migraciones,** enfatiza el rol de los múltiples ciclos de fusión-disgregación de los cratones primigenios que han transformado drásticamente la composición de las unidades continentales que forman la corteza terrestre y la distribución biótica. La disgregación del supercontinente Pangea separó continentes que antes estaban unidos, afectando la distribución de los organismos terrestres por la formación de los océanos. El gran intercambio faunístico latinoamericano a través de América Central tuvo profundas repercusiones en la composición biótica de Sudamérica. La formación de mares interiores y la orogénesis de los Andes

han tenido profundas influencias en el clima y la composición faunística del continente. Los ciclos de glaciaciones pleistocénicas han producido reiterados desplazamientos bióticos y dejado evidencias de flora y fauna relicta, reconocida como tal por sus huellas genéticas. El análisis biogeográfico actual utiliza la información genética de plantas y animales para poner a prueba hipótesis filogeográficas de gran poder predictivo. Mucho más recientemente, la migración humana desde Siberia hacia Sudamérica ha podido ser reconstruida mediante análisis de redes de haplotipos. No obstante, la ascendencia del antiguo asentamiento humano de Monte Verde, en el sur de Chile, continúa siendo enigmático. Los hallazgos de restos de homínidos fósiles de Europa y Asia han permitido establecer la derivación quimérica del genoma humano producto de la hibridización de linajes humanoides sustancialmente diferenciados.

El capítulo 10, **Cromosomas y Herencia Vertical,** muestra como las alteraciones estructurales y numéricas alteran el fenotipo y actúan como limitantes de la fertilidad y como barreras reproductivas. En este sentido se destaca la poliploidía, un proceso de especiación instantánea derivado de las incompatibilidades genómicas que se producen luego de la duplicación genómica total. También se detalla el fenómeno epigenético de compensación de dosis mediante silenciamiento de uno de los cromosomas X en las hembras de mamíferos. La dinámica de este ajuste genómico pone en evidencia la compleja integración molecular que permite igualar la dosis génica entre machos y hembras.

El capítulo 11, **Transformaciones Moleculares y Genómicas,** estudia los procesos que dan cuenta de las tasas de sustitución del ADN y proteínas y su aplicación como marcadores moleculares usados en la reconstrucción filogenética actual. El advenimiento de la secuenciación de genomas completos ha abierto una nueva ventana para escudriñar la estructura y función génica, así como el rol evolutivo de las duplicaciones totales o parciales. Curiosamente, el ADN genómico no codificante es la fracción que más aumenta a medida que los organismos se hacen más complejos. Esta falta de correspondencia, conocida como la paradoja del valor C, explica por qué hay un desacople entre el tamaño del genoma y la complejidad organísmica. También se describen las principales características genómicas de distintos tipos de organismos y el rol que están teniendo los análisis filogenómicos en la comprensión de la diversidad orgánica.

La segunda parte, **OTRO CURSO DE LA VIDA,** es de orientación epistemológica y amalgama visiones científicas integrativas, controvertidas o marginadas, en mayor o menor grado, por el neodarwinismo. También incluye el pensamiento biofilosófico de destacados científicos. Sus contribuciones señeras y sagacidad intelectual ilustrarán al lector sobre la estrecha y a ratos conflictiva relación entre ciencia, filosofía y sociedad. En su pensamiento se vislumbran los pilares para la elaboración de una ética consecuente con la esencia incontaminada de la naturaleza.

El Capítulo 12, **Macroevolución,** destaca temas y preguntas conflictivas sobre el origen de los planes corporales, las novedades evolutivas, el origen de los phyla animales y el incomprendido origen de las larvas. Las filogenias recientes muestran las groseras inconsistencias que rodean el origen de los metazoos y de los phyla animales. También enfatiza el rol de la transferencia lateral de información genética.

Junto a los problemas ya mencionados, se desglosan varios mecanismos genéticos que originan eventos macroevolutivos. Entre ellos la TGL, que ha operado a través del árbol de la vida incluyendo la transferencia de genes, cromosomas y genomas. También ha originado la diversidad microbiana y permitido la adquisición de adaptaciones complejas en plantas y animales, instantáneamente. Es responsable, además, de la naturaleza quimérica de las células eucariontes y de la maraña hibridizacional de la raíz del árbol de la vida, sin intervención de la selección natural.

A continuación se analiza la trascendencia evolutiva de la poliploidización, que corresponde al proceso genético más drástico, repentino y recurrente que puede experimentar un genoma individual. La alopoliploidización origina especies y novedades evolutivas debido al recableado regulatorio y epigenético que experimentan los organismos luego de la fusión genómica. Como fenómeno macroevolutivo, la poliploidía es responsable de las múltiples rondas de duplicación genómica que explican la redundancia de los genes *Hox* en los vertebrados y las múltiples instancias (siete veces) en las plantas. Como evento regulatorio fisiológico celular, la poliploidía se conoce desde las bacterias en adelante. Estos fenómenos genéticos producen efectos drásticos y rápidos que podrían haber originado las disparidades que vemos en el registro fósil. Usando una metonimia, la alopoliploidización es convenientemente denominada *duplicación genómica total,* para ahorrarse el bochorno de reconocer su naturaleza hibridizacional, implícita en el prefijo *alo.*

Aunque marginalmente reconocida, la alopoliploidía ocurre desde bacterias hasta mamíferos, tanto a nivel fisiológico como reproductivo. A continuación se desglosa el incomprendido origen de algunos phyla animales y su paradójico desarrollo que desafía los análisis filogenéticos más sofisticados

de la actualidad. En estrecha relación con lo anterior, se analiza el controvertido origen de las larvas mediante hibridización interfilética de linajes, propuesta por Donald Williamson hace más de una década. Esta hipótesis herética se ha planteado debido a que la homología larvaria no guarda ninguna relación con la del adulto. Si larvas y los adultos derivasen del mismo ancestro, no debería existir tal desacople morfológico. Esta fecunda formulación no ha sido explorada seria y objetivamente. No obstante, ha sido denostada hasta el ridículo por apartarse del rol hegemónico de la doctrina del ancestro común. Lo paradójico de este desaguisado es que quienes la denigran no han logrado explicar las inconsistencias larva-adulto en 100 años de empirismo neodarwiniano. Las explicaciones siguen refugiándose en supuestos beneficios reproductivos *post hoc* o en hipótesis lamarckianas que les son ajenas pero útiles. Un caso paradigmático de macroevolución lo constituye el origen de los mamíferos a partir de sus ancestros reptilianos. Actualmente se reconoce una compleja madeja evolutiva compuesta de alrededor de 25 linajes que coexistieron con los dinosaurios no aviares durante el Mesozoico. Los primeros mamíferos conformaban unas pocas líneas filéticas muy largas y, en una estrecha ventana que se inicia alrededor de los 70 Ma, se inició la radiación explosiva que conocemos actualmente. Es decir, en aproximadamente 20 Ma se produjo la enorme radiación de formas que nos sorprenden por su disparidad ecomorfológica espectacular, ejemplificada por la colonización del medio aéreo, marino, terrestre y subterráneo. Las enormes disparidades ecomorfológicas transformaron (o llevaron a la pérdida de) la dentición, las extremidades, la vocalización, hábitos alimentarios, etc. Las explicaciones ecológicas ante tal radicación presumen que la alopatría generada por deriva continental detonó la diversificación.

El capítulo 13, **Novedades Evolutivas,** se refiere a la aparición de rasgos o estructuras corporales que no son homólogas con ninguna otra similar en el linaje ancestral, ni tampoco son serialmente homólogas con otra parte del mismo organismo. También se desglosa el despliegue de esas novedades en el mundo bacteriano, especialmente de las Archaea. Las enormes variaciones de su pangenoma señalan que su tamaño depende de los procesos de transferencia horizontal que las hayan afectado. También se describe el incipiente sistema inmunológico lamarckiano CRISPR-Cas, que consiste de repeticiones palindrómicas cortas en grupos interespaciados regularmente. Funciona a través de un mecanismo de reconocimiento que diferencia lo propio de lo ajeno, análogo al mecanismo de los ARNi. El sistema incorpora fragmentos de virus o ADN plasmidial dentro de los casetes CRISPR repetidos y los usa en respuestas inmunológicas futuras. La lógica molecular de reconocimiento xenogenético es análogo a lo que posteriormente será el sistema inmune de

los organismos multicelulares. La respuesta coordinada de todos los miembros de las colonias se basa en sus vías de señalización mayoritaria que permiten respuestas rápidas y adaptativas.

En seguida, se desglosa el origen quimérico de otras novedades evolutivas, como el origen de los eucariontes, el origen de la multicelularidad, de los cnidocitos, del núcleo y de las plantas. El advenimiento de Evo-Devo también es tratado en este capítulo, por tratarse de una disciplina que usa la información ontogenética para explicar el origen de novedades como las extremidades, la segmentación y estructuras adaptativas como ojos, boca, oídos, etc., en organismos modelos. Las novedades devienen del rol que juega la regulación génica en la diferenciación morfológica, la formación de diseños similares en el desarrollo de vertebrados e invertebrados mediante coopción. Los genes *Hox,* que actúan como interruptores moleculares, han sido fundamentales en la comprensión de la organización modular de los organismos. Todo ha llevado a que se reconozcan homologías profundas, caracterizadas porque las estructuras, aunque dispares, mantienen vías de expresión homólogas. A partir de ello, se utiliza la inferencia molecular para reconstruir las características ancestrales de los bilaterios.

El capítulo finaliza con el origen de la vida como la más excepcional y trascendente novedad evolutiva que podamos concebir. La emergencia de la vida ya no es una pregunta metafísica, sino empírica. La vida habría surgido en chimeneas hidrotérmicas marinas, mediante procesos termodinámicos, en una estrecha ventana del tiempo flanqueada por la aparición del agua líquida. Una catálisis mínima de sistemas lejos del equilibrio habría producido la acumulación de sustancias orgánicas. El resultado estaría entre reacciones controladas cinéticamente y otras controladas termodinámicamente. Los precursores de la vida habrían sido como una biopelícula más que una reacción tipo PCR. Así, la transición desde el estado no viviente a uno catalítico y autoorganizante habría requerido pasos químicos intermedios que se asemejan a aglomeraciones precelulares que no se dividían o crecían; pero que transformaban el carbón y el nitrógeno.

El Capítulo 14, **Epistemología, Contexto Histórico y Teoría Evolutiva Actual,** analiza la estructura de la teoría sintética desde el punto de vista de su recepción por la comunidad científica, como sistema axiomático, empírico, semántico. Dentro del contexto histórico se sintetiza el pensamiento de Adam Smith y la Economía de la Naturaleza, como máxima utilizada posteriormente por el darwinismo. Para Smith, el mayor regulador era el mercado, que aseguraba la armonía social al maximizar la ganancia por medio del principio de oferta y demanda. A continuación se esboza el pensamiento de Herbert Spencer y su máxima *la sobrevivencia del más apto,* que marca la

aplicación del darwinismo a la sociedad. La síntesis de esas ideas unidas a la sociología, la psicología y la filosofía, sellaron la justificación científica para que los líderes políticos y empresarios de la Inglaterra victoriana tuviesen un fundamento científico objetivo que les permitiese preservar su posición económica ventajosa sin tropiezos; todo orientado a promover la competencia brutal e irrestricta contra el proletariado. En este contexto sociopolítico surgen las ideas de Thomas Malthus. Su lúgubre manipulación social desarrollada por los economistas asociados a los banqueros ingleses usó el temor del flagelo poblacional para instituir prácticas de depuración racial. En su obra *La Descendencia del Hombre y la Selección en Relación al Sexo,* Darwin extendió el rol de la selección natural hacia las poblaciones humanas, mostrando de paso un sesgo eugenésico que alimentó al Darwinismo Social. En seguida se detallan las limitaciones y transgresiones lógicas del neodarwinismo como sistema axiomático que, basado en la visión económica de Malthus y su adscripción al libre mercado, reduce los miles de millones de historia del proceso vital a una competencia irrestricta. Este esquema –que corrompe la esencia misma de la naturaleza– tiene una directriz económica que, como una mano invisible, pondera lo que se adapta o perece. El contexto sociopolítico del darwinismo ha llevado a aberraciones como el darwinismo social, la noción de eugenesia donde *la sangre habla.* Sus maquiavélicas formas de control y dominación hegemónica de la biota y del hombre son sus subproductos. En este contexto, se mencionan algunas de las más notables limitaciones de la síntesis actual. A continuación se analiza la Visión de Recepción de la Teoría Evolutiva como constructo que debe cumplir con ciertos requisitos filosóficos, estructurales y metodológicos que le dan sustento y profundidad epistemológica. Otros criterios, que evalúan su empirismo, claridad conceptual, rigurosidad lógica, coherencia interna, capacidad predictiva y alcance, no son favorables a la teoría; pero tampoco le es favorable su examen como sistema axiomático. Además, la transgresión lógica que comete Darwin al basarse en los postulados socioeconómicos de Malthus, es evidente, aunque soslayada por sus adeptos, que difieren toscamente en la forma de tratar este aspecto de los postulados de Darwin.

Según los filósofos estadounidenses de las ciencias, la visión axiomática no logró sus propósitos. Entonces se concluyó que una Visión Semántica sería más apropiada si se juzgaba por los mismos parámetros. Pero hasta la fecha no se ha podido poner a prueba esa visión con la misma severidad empírica con que se trató la visión de recepción. El núcleo de la visión semántica sostiene que los modelos usados en las ciencias empíricas lo son en un sentido lógico. Entonces, el modelo semántico consiste en la cartografía de los sistemas matemáticos cuyo esquema es el mismo que para las ciencias empíricas.

Pero la visión semántica rechaza la construcción de teorías científicas como conjuntos de aserciones relacionadas lógicamente, de modo que no sirve para la noción de verdades fácticas. En síntesis, algunos filósofos de las ciencias sostienen que las subteorías neodarwinianas estarían bien, pero el filtro para calibrar su nivel estaría errado porque carecería de valor heurístico. En cambio para otros, el neodarwinismo representa la verdadera Teoría Evolutiva.

En el Capítulo 15, **Naturaleza y Ética,** se elaboran ideas que, en contraposición a la competencia, se basan en la simbiogénesis, donde la permeabilidad genética es la tónica y no la excepción. Una donde los protocolos genéticos a nivel de progenotes eran de innovar y compartir. Su lógica es muy simple y podemos resumirla así: ¿cómo se formaron las células eucariontes y la multicelularidad si la vida es un campo de batalla donde los microbios solo provocan plagas, enfermedades y ruina? En consonancia con lo anterior, y para ilustrar una visión más amigable de la vida en el planeta se esboza la hipótesis Gaia, como metáfora de un ser viviente que se autorregula sin un controlador externo; que concibe una naturaleza más cooperativa que competitiva y responde mejor a la pregunta fundamental de cómo el mundo físico se relaciona con la evolución biológica. Los seres vivos constituyen sistemas abiertos, no cerrados. Son los organismos y no los efectos ambientales, los que inician el proceso de cambio. Muchas veces ese cambio es gatillado por hibridización de linajes interfiléticos. El razonamiento que coloca al ambiente como percutor es netamente lamarckiano, en cambio la hibridización no requiere lamarckismo y es consistente con los equilibrios intermitentes.

Ampliando el horizonte biofilosófico, se destacan además las ideas de Carl Woese y su agenda de una nueva biología para el siglo XXI. Su visión biológica supera cualquier avance teórico y empírico de este siglo. Es conocido mundialmente por el descubrimiento del dominio Archaea y por haber establecido que el ARNr sirvió para construir el árbol de la vida ribosómico, compuesto de tres Dominios. Consecuentemente, las bases para definir los taxa cambiaron definitivamente desde la aproximación organísmica a una molecular, poniendo a la microbiología en el centro de los estudios biológicos. Es en el mundo microbiano donde radican los fundamentos genéticos de las innovaciones evolutivas. Sus propuestas, que abarcan 2.000 Ma de la vida, hacen palidecer al esquema darwiniano de 600 Ma. La saga de intercambios genéticos microbianos se guió por un protocolo de innovación, para luego compartir. No se puede ignorar lo que la biología nos dice: hay flujo constante de información genética, horizontal y vertical, a través de la biosfera. Estos logros han transformado definitivamente la visión de qué se entiende por el árbol de la vida, el supuesto ancestro universal, el origen de la vida, de los eucariontes, del código genético y de las células, entre muchas otras cuestiones.

A continuación se presenta la visión humanista de Erwin Schrödinger, que es una suerte de panteísmo idealista muy influyente en destacados autores de la nueva conciencia. Desarrolló una ética que transita entre el misticismo y la racionalidad, donde el saber constituye la única y verdadera fuente de todo esfuerzo espiritual humano. La sociedad se encuentra en una encrucijada entre el rigor y la imaginación. Son destacables sus reflexiones sobre la vida y la evolución urdidas desde coordenadas físicas y metafísicas. Otras de sus motivaciones se centraron en la naturaleza, las preconcepciones que gravitan sobre su inteligibilidad, alcances y límites de la causalidad natural. Estas ideas reverberan con las de Whitehead (1920) quien, en *El Concepto de Naturaleza,* incluye la interrelación del tiempo y el espacio.

Apoyándose en una cita de Demócrito, Schrödinger sostiene que en nuestro intento de esquematizar un panorama que refleje al mundo externo, usamos dispositivos tan simplistas que eliminamos o removemos nuestra personalidad y espiritualidad del contexto. Parafraseando a Morin, sería como haber construido una ciencia sin conciencia.

La ciencia en principio puede describir todo lo que sucede fisiológicamente desde el momento en que escuchamos una mala noticia hasta cuando emergen las lágrimas. Pero es completamente ignorante e incluso reticente respecto de los sentimientos de dolor que acompañan al fenómeno empírico del llanto. Acotando estas ideas al pensamiento de Bertrand Russell, caben pocas dudas, entonces, de que necesitamos una nueva filosofía, porque el conocimiento académico se ha convertido en una acrobacia intelectual ajena a la realidad, y los valores sociales se han resquebrajado junto a la religión y la filosofía convencionales.

A continuación, se revisa la Visión Organísmica de Ludwig von Bertalanffy, quien reconoció la necesidad de considerar a los organismos como sistemas u organizaciones, formadas por partes y procesos. Denominó biología organísmica al programa de investigación resultante de esta visión que, dicho sea de paso, liga sus ideas con las de Evo-Devo. Distinguió dos áreas en la biología teórica. La primera es epistemológica-metodológica e incluye el análisis racional y lógico de las bases del conocimiento, el problema de la teleología y una crítica al mecanicismo. La otra, se asemeja a la física, donde la división entre lo experimental y lo teórico está bien establecida. Este dominio tiene que ver con la formulación de leyes naturales básicas que pueden ser puestas a prueba experimentalmente. Para él, la doctrina de la descendencia, inferida a partir de observaciones morfológicas, embriológicas, bioquímicas y geológicas, semeja peligrosamente a un axioma incrustado en una lógica innecesaria. Para los disidentes, no hay discusión posible. Además, la doctrina es independiente de como luce el árbol de la vida y qué factores explican la

evolución. Con respecto a la condición lógica, sostenía que la evolución no es un hecho, puesto que un *hecho* es algo observable directamente. Más bien se trata de una extrapolación de ciertos hechos cuya justificación descansa en evidencias independientes que la apoyan, pero no la demuestran. Esta misma crítica la ha expuesto P. Grassé con toda fuerza y, consecuentemente, habla de transformación, no de evolución.

Las ideas arriba mencionadas sobrepasan con creces la linearidad del pensamiento darwiniano y se espera que sienten las bases para una biología más inclusiva, que cubra el desarrollo y la ética científica del siglo XXI.

En el penúltimo subtítulo, **Naturaleza y Ética,** se elabora una dialéctica que abarca la ciencia y la naturaleza, señalando que la visión del siglo XVIII impuso a esta última un materialismo rampante, como si ese fuese su atributo medular en vez de la experiencia perceptual. Se requiere una reformulación profunda del reduccionismo molecular porque no representa sino un ejercicio ingenieril que no apunta a las preguntas de fondo: ¿qué somos… a dónde vamos? Socialmente, la nueva biología debe enseñarnos a ver la naturaleza tal como es, no como debería ser, para así aprender a vivir en armonía con el planeta. Una actitud científica sana podría apuntar hacia una ciencia con conciencia, donde conocimiento y técnica no sean herramientas para subyugar al espíritu humano ni para ordeñar la tierra, sino para consagrar la vida en su justa dimensión, sin recurrir a la autoridad divina.

El acercamiento a la ética se orienta hacia el pensamiento del más noble y loable de los grandes filósofos, Baruch Spinoza. Su sistema metafísico, como el de Parménides, reconoce que existe solo una sustancia: Dios o la Naturaleza. Su cosmovisión implica que en la naturaleza no existe ni el bien ni el mal y que cualquier oposición dialéctica que usemos no es sino una ideología impuesta, ajena a la naturaleza misma. Hemos formulado una teoría simplona, antropomorfizada y desespiritualizada, que ha marginado al genio humano de la escena. Algo así como confundir el ruido con la señal.

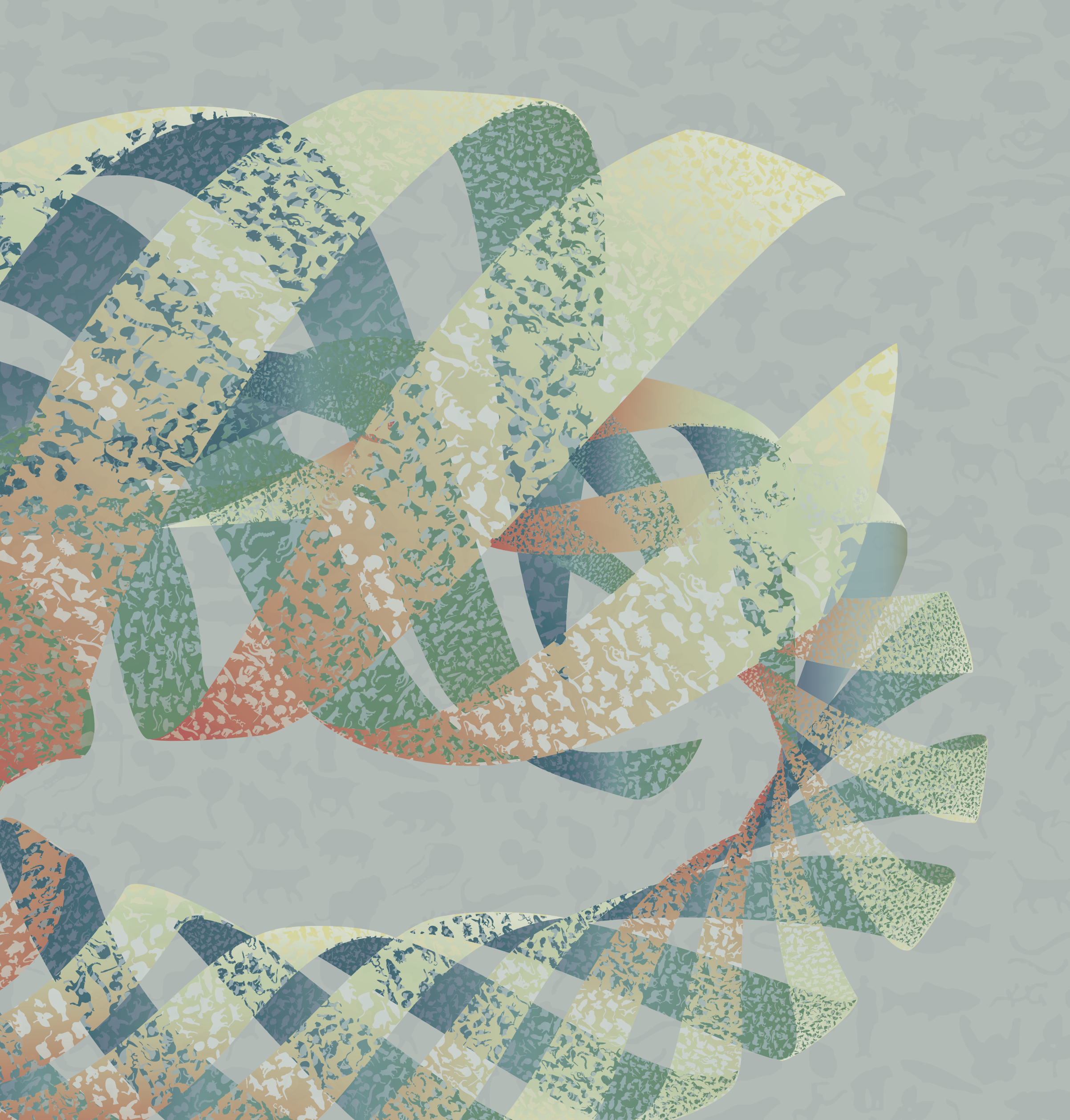
Si la filosofía de la vida corresponde a la filosofía de los organismos, incluido el espíritu humano, podría agregarse que la continuidad espíritu–organismo y la de organismo–naturaleza, termina siendo la filosofía de la naturaleza. En este contexto, se perfila como necesario y saludable desarrollar una ética científica fundamentada en la inconmensurable vastedad del ser, y no en singularidades ideológicas partidistas ni en la autoridad divina de un Dios personal.

En la **Coda,** se entrega una visión panorámica y resumida de mi pensamiento, como la expongo a lo largo de la segunda parte.



Primera parte

El Curso de la Vida





Capítulo 1

Origen y Crecimiento del Pensamiento Evolutivo



La evolución es el proceso biológico de origen, diversificación y extinción de la biota del planeta. El registro fósil provee evidencias innegables de estas transformaciones y reemplazos. La explicación científica de la diversidad orgánica plantea un origen natural único (monofilético), a partir del cual se ha expandido y modificado en el tiempo.

Estas ideas han sido criticadas en las esferas religiosas porque su materialismo ha llevado a una secularización que subraya la emancipación del hombre de toda tutela religiosa, la ruptura del pensamiento con los mitos bíblicos como explicación de los fenómenos naturales y la desfatalización de la historia. Además, critican el materialismo evolutivo, que niega la existencia de Dios y erosiona la base de los valores éticos. Baste decir que Charles Darwin desarrolló las ideas contenidas en su libro **El Origen de las Especies** en un silencioso aislamiento, para luego verse enfrentado a la oposición religiosa de su época. La situación le era particularmente delicada dado su matrimonio con su prima, Emma Wedgewood, de profundas convicciones religiosas.

Las ideas de Darwin fueron apreciadas solo 40 ó 50 años después de publicadas. La sociedad inglesa estaba escandalizada por esta nueva concepción de la naturaleza que, sin explicitarlo, desdeñaba la participación de un creador en el proceso evolutivo.

El incidente paradigmático, suscitado luego de la publicación del libro de Darwin, refleja el contraste entre un pensamiento lineal (la escala de la vida) que culmina con la aparición del hombre según el plan maestro del creador, y uno que privilegia la diversificación de los linajes por causas naturales. Los

hechos sucedieron cuando Samuel Wilberforce, obispo de Oxford, se enfrentó públicamente a T.H. Huxley (apodado «el *bulldog* de Darwin») en el Museo de Historia Natural de Oxford, Inglaterra. Con ironía, el obispo Wilberforce preguntó a Huxley: *¿Es desde su linaje paterno o materno que Ud. desciende de un simio?* Usando el mismo tono, Huxley replicó que, si la pregunta apuntaba a tener por bisabuelo a un pobre simio en vez de un hombre con recursos e influencias que usaba para ridiculizar una discusión científica seria, sin dudarlo afirmaba su preferencia por el simio.

El pensamiento científico ha ido creciendo y madurando por el propio ejercicio empírico de las ciencias. En el siglo XVIII, muchos científicos estaban convencidos de que avanzaban por la vía correcta para descubrir las leyes esenciales de la naturaleza. Existía la fuerte convicción que el mundo podía estudiarse y analizarse sistemáticamente de manera tal que el caos y la incertidumbre pudieran reemplazarse por una nueva visión mecanicista y disciplinada, al menos teóricamente. Debido a que la ciencia es perfectible, muchas de las ideas tenidas por ciertas en esa época han sido descartadas porque se ha probado su falsedad. La biología ha progresado espectacularmente por acumulación de evidencias consistentes con el paradigma inductivista del que nacen. En esta avalancha de opiniones han abundado las críticas a la fundamentación teórica de la evolución, debido a la imposibilidad de ponerla a prueba usando un modelo hipotético-deductivo. Los espectaculares avances en genética, bioquímica, biología molecular, paleontología, etc. que han llenado los anales científicos de datos cada vez más complejos de comprender y analizar, siguen dando apoyo empírico a la evolución por causas naturales. Sin embargo, otras aserciones acerca del proceso están bajo artillería pesada.

Precursores del pensamiento evolutivo

Aristóteles (384-322 a.C.) era discípulo de Platón; en su obra **Historia Animalium** describe la *Scala Naturae,* un sistema clasificatorio basado en el estudio de unas 500 especies *(Figura 1-1).* Enfatizaba que el orden natural era eterno y que las especies eran entidades inmutables que se ordenaban jerárquicamente en un ascenso progresivo de la vida. El pináculo estaba coronado por el hombre, cuyo lugar en la escala era originado por una *fuerza vital.* Afirmaba además que los ciclos no producían cambio fundamental en el orden universal, y que las variaciones naturales entre los individuos reflejaban las imperfecciones del ideal platónico.

Georges-Louis Leclerc, Comte de Buffon (1707-1788), en su libro **Les Époques de la Nature** (1778) sostuvo la generación espontánea de la vida y la

existencia de un plan maestro inscrito en la naturaleza. Por lo tanto, nada podía alterarse y, si ocurría, la capacidad de cambio era parte del plan preestablecido. También argumentaba que la tierra tenía unos 70.000 años de antigüedad.

Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) tuvo como padres intelectuales a Buffon, Diderot y Rousseau. Apoyaba la Revolución Francesa y defendía ardientemente el honor de la historia natural, desde la meteorología, la química, la geología y la biología. Se inició como botánico, pero más tarde se dedicó a la zoología, haciendo importantes avances en invertebrados. Según sus ideas, los animales respondían internamente a las necesidades impuestas por un ambiente cambiante mediante esfuerzos adaptativos. Estos esfuerzos permitían cambiar los hábitos y funciones en el tiempo y se traducían en nuevas formas y estructuras heredables que evolucionaban de acuerdo al uso o desuso (Corsi, 2011). En 1809, Lamarck publicó una teoría de la evolución basada en observaciones de invertebrados fósiles. Sus ideas se basan en la creencia de una supuesta tendencia progresiva interna que forzaría a los organismos a elevarse paulatinamente en la escala natural. La primera ley de su **Philosophie Zoologique** sostiene que *en todo animal que no ha traspasado el término de sus desarrollos, el uso frecuente y sostenido de un órgano cualquiera lo fortifica poco a poco, dándole una potencia proporcional a la duración de ese uso, mientras que el desuso constante de tal órgano lo debilita y hasta lo hace desaparecer.* Este enunciado ilustra la Regla de la Progresión, que tuvo gran influencia en el pensamiento evolutivo de la época *(Figura 1-2).*

El ejemplo más conocido de lamarckismo es el alargamiento del cuello de

Figura 1-1 La Scala Naturae

Esta representación, derivada de la doctrina aristotélica, concibe al mundo material como un conjunto de entidades ordenadas jerárquicamente de manera lineal, según sus grados de perfección.

la jirafa, que, por no alcanzar los brotes altos de las acacias africanas, habría precipitado un cambio interno, heredable. Estas modificaciones de los hábitos permitían que los descendientes naciesen con el cuello más largo que sus progenitores y así sucesivamente hasta completarse la transformación. La regla lamarckiana supone una herencia de los caracteres adquiridos como un acto de volición, imposible en los vegetales. De acuerdo a esta concepción, los hijos de un físico-culturista deberían heredar la musculatura del padre porque el rasgo adquirido se transmite de una generación a la siguiente. Un segundo aspecto relacionado con la progresión y la Escala Natural tiene que ver con las discontinuidades del registro fósil. Como se suponía que todas las transformaciones eran graduales, debían existir los eslabones perdidos que conectaban unas formas con otras. Incluso se llegó a ilustrarlos y darles nombre científico.

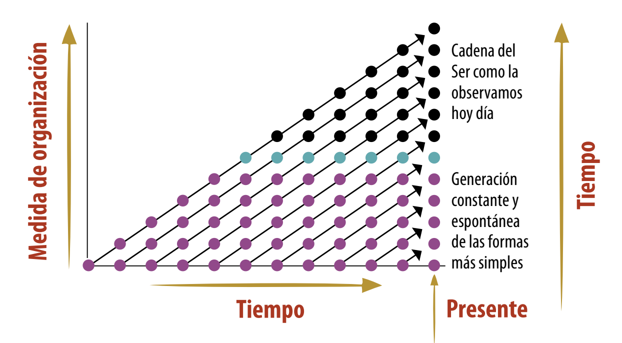


Figura 1-2 Regla de la progresión organísmica según Lamarck
La acumulación progresiva de caracteres adaptativos da cuenta de la Cadena del Ser, que también proclamaba Lamarck.

Su hipótesis de la pangénesis dirigía la acción a las condiciones ambientales cambiantes (ideas que también abrazó Darwin con su teoría de las gémulas), y al afirmar que el ambiente era no solamente selectivo sino creativo (Por, 2006). Su teoría biogenética sostenía que la vida seguía apareciendo a partir de la materia inanimada, que los cambios eran graduales, sin catastrofismo ni cambios bruscos. Estas ideas fueron incluidas por Darwin, pero solo reconocidas en las últimas ediciones de su obra. Según Lamarck, el origen de las transformaciones biológicas era iniciado por cambios en los hábitos que facilitaban entrar en nuevas zonas adaptativas, una idea que ha mantenido E. Mayr (1963), aludiendo a la especiación, la selección del hábitat y del alimento. Las hipótesis ecológicas que explican la explosión del Cámbrico también son un resabio del pensamiento neolamarckiano. El ejemplo de las jirafas, así como la inducción de los cambios morfológicos por el ambiente, es para muchos la médula

del lamarckismo (Lamarck, 1986). Pero, en realidad, se trata de una hipótesis de Etienne Geoffroy Saint-Hilaire y que también utilizan los neodarwinistas.

El esquema lamarckiano clásico parece insostenible en la actualidad, aunque su teoría de adaptación fenotípica adquirida ha ido ganando cierta prestancia (Newman y Bhat, 2011). Por ejemplo, el sistema de defensa bacteriano CRISPR-Cas *(ver p. 468)* contra los elementos genéticos móviles parece ser el precursor del sistema inmunitario actual y demuestra *bona fide* la adquisición de adaptaciones casi instantáneamente y sin mediar la selección natural. El mecanismo inmunitario integra pequeños segmentos de ADN viral o plasmidial en loci específicos del genoma receptor, para luego utilizar dichos transcritos en la destrucción de ADN móvil cognato (Koonin y Wolf, 2009). Un sistema similar es usado por los ARN de interferencia *(e.g.,* ARNpi) en la defensa contra elementos transponibles, en la línea germinal animal.

Al igual que la epigenética, la TGL es un proceso eminentemente lamarckiano que domina el crecimiento del genoma (Ivancevic y cols., 2013) y confiere ventajas adaptativas por adquisición de material genético (Keelinh y Palmer, 2008; Syvanen, 2012). De lo anterior se desprende que hay variadas formas de heredar material genético (ambiental o de otros organismos) que no se ajustan al patrón de herencia vertical (Salazar-Ciudad, 2008; Bonduriansky, 2012).

Patrick Matthew (1790-1874) no era un biólogo destacado sino un terrateniente escocés con intereses prácticos en la madera. En 1831, cuando Darwin iniciaba su viaje del Beagle (28 años antes de la publicación del **Origen de las Especies),** Matthew no solamente infirió el hecho de la evolución (aunque no usó esa misma palabra) sino también la explicó como un proceso de variación y selección. Notó que la casi ilimitada diversificación de vegetales y animales representaban el material para un proceso natural de selección. En este contexto, escribió que *la disposición adaptativa autorreguladora de la vida puede estar parcialmente dirigida por la extrema fecundidad de la naturaleza. Las variedades de la descendencia y el prolífico poder de reproducción van más allá de lo [que] es necesario para llenar las vacantes ocasionadas por la muerte. Como el dominio de la existencia es ilimitado y pre-ocupado, solo los más duros, robustos y mejor adaptados a las circunstancias individuales [son] los que lucharán para llegar a la madurez. Aquellos que se desenvuelvan en situaciones para las cuales tienen adaptaciones superiores y un mayor poder de ocupación que los otros más débiles y menos acomodados a las circunstancias, serán destruidos prematuramente. Este principio está en acción constante y regula el color, la figura, las capacidades y los instintos. Entonces estos individuos de cada especie cuyo color y cobertura son mejores para camuflarse o protegerse*

de los enemigos, o para defenderse de las vicisitudes e inclemencias del clima, tendrán la mejor salud, fuerza, defensa y apoyo. Solo esos llegarán a la madurez, partiendo de las rigurosas vicisitudes mediante las cuales la naturaleza pone a prueba su adaptación y sus estándares de perfección y de adecuación, para continuar su tipo de reproducción.

Como se aprecia, esta amplia narrativa expone la teoría de la evolución por selección natural. En su descripción usa conceptos poco comunes como diversificación, natural, vida organizada, selección, lucha por la sobrevivencia, adaptación, y reproducción. Como sus ideas se publicaron en el libro **Sobre la Madera para Construcción Naval y Arboricultura,** pasó desapercibido por los evolucionistas hasta que fue el mismo Matthew quien llamó la atención sobre el libro, en 1860.

Ernst Haeckel (1834-1919) fue el primer propulsor del rol que jugaba la biología del desarrollo en la evolución al sostener que la filogenia causaba la ontogenia. Insistió en que las ideas de Darwin incluían un desarrollo progresivo de las especies y mantenía que esa dinámica de progreso era propia de la evolución. También propuso un paralelismo causal entre el desarrollo biológico y las filogenias. En este plano, la similitud larvaria entre los enteropneutos y los equinodermos lo llevó a proponer que los equinodermos radiados descenderían de ancestros bilaterados del tipo hemicordado. Estos antecedentes fueron la base de su *ley biogenética,* que sostenía que la ontogenia recapitulaba la filogenia, aunque históricamente Haeckel aceptaba la noción de ancestría común. Su proposición sostenía que el origen sucesivo y progresivo de las nuevas especies se fundaba en las mismas leyes y encadenamiento de eventos que originaban a las estructuras embrionarias que posteriormente conducían al adulto. Así como los primeros estadios del desarrollo humano habrían dado origen a los estadios posteriores, las especies iniciales habrían evolucionado en aquellas más tardías. Walter Garstang remendó las proposiciones de Haeckel y sostuvo que las larvas modernas representan antiguas larvas más que representar adultos ancestrales. Esta es la idea ortodoxa que prevalece en la actualidad, donde la larva bilateral de los equinodermos experimenta una metamorfosis para luego formar adultos radiados. En cambio, la explicación de Haeckel sobre este fenómeno era que los equinodermos ancestrales habían sido bilaterados. La larva habría mantenido esa simetría, mientras que los adultos habrían evolucionado hacia la simetría radial como adaptación a la vida sésil. La visión diacrónica de Garstang, abandonada por el neodarwinismo, es rescatada por Evo-Devo (Gilbert y cols., 1996).

Parte del pensamiento de Haeckel tuvo que ver con la asociación entre la evolución y ciertas visiones político-religiosas y raciales. Para él, la selec-

ción natural eliminaría las especies iniciales, tal como la raza humana más avanzada (los arios) eliminaría a las más primitivas. Además, sostenía que la evolución de los reinos animales era la misma que regía para el desarrollo individual, no solamente porque las leyes subyacentes en cada caso fuesen las mismas, sino porque todo el reino animal era un individuo. En síntesis, el desarrollo de las especies más *avanzadas* tendría que haber pasado por los estadios representados por los organismos adultos de las especies ancestrales (Gilbert, 2003).

Sir Richard Owen (1804-1892). Poco antes de la publicación de **El Origen de las Especies** era el más eminente biólogo británico, a la altura intelectual de Newton y Faraday. Recibió más de 100 reconocimientos honoríficos, realizó miles de disecciones que describió en 600 artículos y 12 libros. Tenía un talento innato para disecar, escribir e ilustrar. Consciente de que la ciencia avanza por acumulación de datos, mostraba gran interés por la relación entre la forma y la función tanto del sistema circulatorio como del esquelético. Hoy es una figura casi olvidada.

Le intrigaban las similitudes de los planes corporales en animales de aspecto muy diferente. Sus estudios le permitieron acuñar el concepto de *homología* (Rupke, 1993). Su teoría de la *unidad del tipo,* basada en aletas y extremidades fue posteriormente utilizada por Darwin (Brigandt, 2009). También desarrolló el concepto de arquetipo para los animales con endoesqueleto; una de las contribuciones más brillantes a la morfología de su tiempo. Este concepto es considerado precursor de la noción de ancestros evolutivos que utiliza la biología del desarrollo y la biología contemporánea. No obstante, su interpretación de las estructuras homólogas no se basaba en la noción del ancestro común; más bien eran rasgos compartidos anatómicamente usando la idea del *arquetipo* (diseños originales o modelos). Más tarde, abrazó el pensamiento evolutivo o *transmutación,* como él lo llamaba. También se dedicó a la paleontología y con mucha habilidad describió e identificó los marsupiales australianos. Aunque con cautela, también concluyó que el hombre había evolucionado de peces ancestrales e inmediatamente se le atacó porque sus ideas contradecían la creencia en que Dios había poblado el planeta.

Darwin reconoce su deuda con Owen a quien consideraba intelectualmente superior. También alababa su experiencia paleontológica pues había demostrado cómo los animales extintos podían encajar dentro de la taxonomía existente. Su interés por la preservación del patrimonio naturalista lo llevó a concebir el Museo Británico para alojar adecuadamente las colecciones sistemáticas. Sin embargo, es recordado como opositor a la evolución. Thomas Huxley, aunque estaba en deuda con él, lo atacó tenazmente (Ghiselin, 2010).

Paradójicamente, antes de que apareciera **El Origen de las Especies,** Huxley se oponía a la idea de la evolución, mientras que Owen había estado estudiando concienzudamente la obra. Con el fanatismo de un converso reciente, Huxley lanzaba ataques furiosos a Owen, tratándolo de reaccionario antievolutivo. Una de sus disputas se refería a las bases neuroanatómicas que separaban al hombre de los monos. Owen agrupó al hombre en una nueva subclase debido a la existencia de ciertas estructuras cerebrales *(hippocampus minor).* Huxley finalmente desacreditó dicha agrupación de los primates y comenzó a denostarlo públicamente, satirizando sus ideas. En su libro **El Lugar del Hombre en la Naturaleza,** Huxley ni siquiera menciona la controversia con Owen (Gross, 1993).

Alfred Russel Wallace (1823-1913) era reconocido, durante el siglo XIX, como uno de los fundadores de la teoría evolutiva, pero durante el siglo XX sus contribuciones fueron desdeñadas y la figura de Darwin, sumada a la adulación por **El Origen de las Especies,** se apoderó de la arena evolutiva. Para muchos, su obra de 3.764 palabras, **On The Tendency of Varieties to Depart Indefinitely from the Original Type** (1858), fue la primera versión completa sobre la teoría de la selección natural. El trabajo de Wallace fue publicado en los *Proceedings of the Linnean Society,* en 1858, junto a dos resúmenes de borradores inéditos de Darwin. Los resúmenes de Darwin, escritos mucho antes de conocer a Wallace, no contienen una descripción clara de la teoría (Sarkar, 2008).

Wallace es considerado además el padre de la biogeografía, tributo sin duda logrado por sus múltiples trabajos y enorme experiencia como naturalista y coleccionista en los trópicos. El genio de Wallace ya se revelaba en 1843, al menos 15 años antes de escribirle a Darwin sobre evolución. Por ejemplo, escribió a William Henry Fox Talbot (consagrado inventor de una nueva forma de fotografía), proponiéndole maneras novedosas de mejorar los espejos usados en los telescopios (Smith, 2006). Al inicio del siglo XXI, el genio de Wallace y sus contribuciones están siendo aquilatadas con una mirada fresca y desprejuiciada.

Los viajes de Wallace y su trabajo

Wallace nació en Gales, el 8 de enero de 1823, en el seno de una familia anglicana. Finalizó sus estudios a los 13 años para ir a trabajar con su hermano como aprendiz de carpintero. En 1837 comenzó a trabajar como agrimensor con otro de sus hermanos. En 1844, un libro muy popular llamado **Vestiges of the Natural History of Creation,** de Robert Chambers, cambió su vida porque combinaba sus recientes estudios científicos con la teología (Smith, 2004). El argumento de Chambers, muy acorde con las tradiciones victorianas de la época, apuntaba a que las especies progresaban en una escala evo-

lutiva de acuerdo a designios divinos (Liu, 2010).

Tempranamente, Wallace comprendió que para ser un buen naturalista debía penetrar en las selvas y ríos tropicales para colectar, estudiar y preservar especímenes biológicos. Sin embargo, no disponía del dinero ni del entrenamiento que requería su pasión. Wallace provenía de una familia modesta y financiaba sus viajes coleccionando especímenes para venderlos. Después de leer **El Viaje del Beagle,** viajó a Brasil entre 1848 y 1852, con su amigo naturalista Henry W. Bates. Desembarcaron en Pará en mayo de 1848 y recorrieron los ríos Amazonas y Negro por regiones donde ningún europeo había estado anteriormente (Beddall, 1968). Fue allí que contrajo malaria y sufrió por años los episodios febriles que lo postraban por varios días. En ese entonces, Wallace ya se interesaba por el origen de las especies y comenzó a delinear algunos principios biogeográficos relacionados con la amplia (o restringida) distribución de algunos insectos. El barco en que regresaba a Europa se incendió y hundió en el Atlántico, perdiéndose todos sus libros, apuntes, borradores y revistas científicas. Curiosamente, tanto Wallace como Darwin deben su acervo naturalístico y visión señera a largos períodos de exploración en lugares tropicales remotos (Fagan, 2007).

En 1854, Wallace viajó al archipiélago malayo (ahora Malasia, Indonesia, Timor Oriental y Papúa-Nueva Guinea). Ya por 1862 había contribuido con más de 50 artículos científicos y notas sobre variados aspectos de la historia natural del archipiélago. Uno de sus trabajos se centró en las mariposas Papilionidae, con la descripción de 20 nuevas especies, usadas como modelo para poner a prueba hipótesis evolutivas (Mallet, 2009). Este artículo contiene la más clara definición darwiniana de especie, fundamentada en el aislamiento reproductivo y su diferencia con las subespecies y variedades locales (England, 1997). Wallace fue mucho más meticuloso que Darwin en lo concerniente a la variación y no subestimaba la variación interindividual (Bowler, 1974). Aceptó la barrera reproductiva como causal de especiación, pero la rechazó como concepto que definía lo que era una especie biológica. Es importante notar la trascendencia que Wallace dio al refuerzo (efecto Wallace). En su opinión, la selección natural podría conducir a especiación mediante aislamiento reproductivo en especies incipientes cuyas variedades eran empujadas a desarrollar barreras a la hibridización. Muchas de las ideas contemporáneas de especiación descansan en tales modelos de refuerzo (Rice y Hostert, 1993).

En 1854, Wallace viajó a Malasia, donde notó que los orangutanes mantenían un territorio determinado. Ello corroboró su convicción que las especies relacionadas estaban en estrecha proximidad al igual que sus fósiles, esparcidos en los mismos estratos geológicos. Estas ideas se plasmaron en su

trabajo titulado **On the Law which has Regulated the Introduction of New Species**[*] (1855), más tarde conocido como la Ley de Sarawak. Este principio sostiene que *cada especie deviene en coincidencia con el tiempo y espacio de otras especies estrechamente relacionadas* y equivale al principio de divergencia que posteriormente propondría Darwin, sin mencionar la fuente. Por su interés biogeográfico, Wallace menciona el poblamiento de las islas Galápagos, destacando que hasta la fecha no existía ni siquiera una conjetura (Lloyd y cols., 2010). Como la teoría dispersionista de Darwin no le permitía explicar sus datos, Wallace sugirió que las islas habían sido colonizadas desde el continente mediante corrientes y vientos. Dado el tiempo necesario, las especies originales habrían sido reemplazadas por prototipos modificados (Beddall, 1968; Lloyd y cols., 2010). Sin duda que esta explicación general aun es válida (Brackman, 1980). Su obra contiene cuatro principios geográficos y cinco principios geológicos (Flannery, 2011):

Principios geográficos: **1,** las categorías superiores tienen una gran distribución; **2,** los géneros distintivos (únicos) son importantes distribucionalmente; **3,** las afinidades de las especies naturales están casi siempre circunscritas geográficamente; **4,** aunque separados por el mar o montañas, los países con clima similar tendrán familias, géneros y especies cercanas unas a otras.

Principios geológicos: **1,** la distribución temporal del mundo orgánico se aproxima a su distribución espacial; **2,** los grupos más grandes y unos pocos grupos pequeños se extienden por varios períodos geológicos; **3,** cada período geológico incluye grupos únicos, no presentes en otras partes; **4,** dentro de un período geológico, las especies de un género o familia están más estrechamente relacionados que aquellos de diferentes períodos; **5,** la aparición de grupos y especies es un evento único.

Recalcó que las categorías linneanas superiores *(e.g.,* félidos) tenían una amplia distribución, mientras que las categorías inferiores taxonómicamente, tenían distribuciones específicas *(e.g.,* el tigre de Bengala o el león africano). Además, enfatizó que la mayoría de los fósiles se encontraban en lugares similares a su distribución actual. Esta distribución coincidente parecía obedecer a una relación causal cuyo grado de variación resultaba de una evolución natural y no de un acto de creación continua e incesante. El trabajo de Sarawak contiene todos los temas darwinianos clásicos: gradualismo, utilidad, adaptación a diferentes ambientes, especiación alopátrica, imperfección del registro fósil, etc., pero carece del mecanismo que explica el reemplazo de las variedades parentales. Curiosamente el trabajo fue ignorado por la comunidad científica (England, 1997) aunque despertó gran interés en el

---

* http://people.wku.edu/charles.smith/wallace/S020.htm

geólogo Charles Lyell, quien seis meses más tarde advirtió a Darwin que Wallace le pisaba los talones y que podría frustrar sus intentos de ser el primero en explicar la formación de las nuevas especies (Davies, 2012). Darwin nunca mencionó la ley de Sarawak, pero en su biblioteca se encontró una copia del trabajo, profusamente marcada, con anotaciones que demuestran la importancia que le atribuyó al mismo (Lloyd y cols., 2010).

En junio de 1856, Wallace visitó Bali, donde recorrió por un mes los canales locales hacia Lombok, islas separadas por 20 km. Notó que, a pesar de su cercanía, estaban pobladas por animales completamente distintos. En Bali había carnívoros propios de Asia, mientras que en Lombok había marsupiales, propios de Australia. Wallace escribió: *creo que la parte occidental es parte del continente Asia, mientras la oriental es la prolongación fragmentada de un continente Pacífico pretérito.* Luego, dibuja la famosa línea que lleva su nombre, como evidencia clara de que los fenómenos naturales moldeaban la distribución geográfica y otros aspectos fundamentales de la evolución. La línea de Wallace segrega faunísticamente al archipiélago malayo, reconociendo la fauna indo-malaya del oeste, de la austro-malaya, del este. Posteriormente, Wallace modificó la trayectoria de la línea, debido a que la anomalía de Zulawesi podía oscilar entre las dos regiones. Más tarde, Alfred Wegener adoptó el argumento de Wallace como evidencia de deriva continental (Sarkar, 1998). Actualmente, la existencia de Wallacea y su interpretación son hechos bien establecidos (Gallardo, 2013). Otra notable contribución biogeográfica de Wallace fue su libro **Geographic Distribution of Animals,** donde mostró que la tierra podía ser dividida en seis zonas. Wallace contribuyó decididamente a la biogeografía teórica, destacando la importancia de la conservación de los hábitats naturales. Sin embargo, estas últimas ideas no fueron apreciadas ni tuvieron cabida en la primera mitad del siglo XX, como parecen tenerlas ahora.

Posteriormente, Wallace se trasladó a las islas de Ternate y Gilolo, donde formularía independientemente su propia versión de la teoría de la selección natural. Al igual que Darwin, su perspicacia se detonó por las ideas contenidas en el libro de Thomas Malthus, quien basaba las suyas refiriéndose a tribus asiáticas que habían experimentado una *lucha por la existencia,* provocada por el hambre y las enfermedades (Brackman, 1980). Wallace, que había trabajado en dicha zona, comprendió de inmediato las repercusiones biológicas e investigó aspectos similares que le permitieron explicar el cambio adaptativo y por qué los estadios intermedios se extinguían. Por sus memorias, sabemos que escribió la teoría en solo dos días, mientras sufría uno de sus peores episodios febriles de malaria (Beddall, 1968). El trabajo se denominó **On the Tendency of Varieties to Depart Indefinitely from the Original Type.** Aquí, Wallace argumentó que existían dos factores que controlaban la

evolución: el principio de Sarawak sobre la divergencia, y el segundo, sobre los triunfadores en la lucha por la existencia, que conducía a especiación. Con el convencimiento de que su trabajo hablaba (aunque no elaboraba) sobre el mecanismo de evolución, Wallace envió su manuscrito a Darwin, para recibir su opinión (Smith, 2004). También le solicitó que se lo mostrase a Charles Lyell y Joseph Hooker. Luego de leer el manuscrito, en junio de 1858, Darwin quedó muy inquieto y conmovido por la similitud entre las ideas de su colega y las propias. Su desasosiego es comprensible puesto que Darwin llevaba casi 18 años tratando de encontrar el mecanismo evolutivo más importante para la divergencia posterior de las especies. Ahora, con la súbita entrada de Wallace, era urgente hacer algo o su protagonismo se esfumaría.

Wallace y la selección natural

A pesar de los brotes de malaria y de las grandes dosis de quinina, el 1° de marzo de 1858 Wallace regresó a Ternate, una isla del grupo Maluku (ahora Indonesia), en la mañana de su trigésimo quinto cumpleaños, el 8 de junio de 1858. La idea de la selección natural había empezado a cristalizar en su mente y se le ocurrió casi inmediatamente, en Gilolo (actualmente Halmahera). Entre las crisis de fiebre, la inactividad física y la tortura mental, concibió que el principio de Malthus sobre el crecimiento exponencial de la población suministraba un principio de selección natural que podía explicar la adaptación de los organismos al ambiente. Si este principio se acoplaba a la variación heredable entre los organismos, la selección natural podía empujar las subpoblaciones en distintas direcciones. Darwin también había visualizado el principio de la selección natural en su manuscrito de 1844, pero hasta 1858 no había podido comprender ni explicar la divergencia (Beddall, 1968). En cambio, el principio wallaceano resolvía el problema de Darwin sobre cómo la selección natural podía conducir a la formación de nuevas especies. La lucidez intelectual de Wallace habla por sí misma y se revela en algunos extractos de su manuscrito **On the Tendency of Varieties....,** escrito en Ternate, en febrero de 1858, y que cito a continuación en inglés para no interferir con su significado:

The life of wild animals is a struggle for existence [...] The full exertion of all their faculties and all their energies is required to preserve their own existence and provide for that of their infant offspring. The possibility of procuring food during the least favorable seasons, and of escaping the attacks of their most dangerous enemies, are the primary conditions which determine the existence both of individuals and of entire species [...] These conditions will also determine the population of a species; and by a careful consideration of all the circumstances we may be enabled to comprehend, and in some degree to explain, what at first sight appears so inexplicable —the excessive abundance of some species, while

others closely allied to them are very rare [...] Even the least prolific of animals would increase rapidly if unchecked, whereas it is evident that the animal population of the globe must be stationary, or perhaps, through the influence of man, decreasing [...] A simple calculation will show that in fifteen years each pair of birds would have increased to nearly ten millions! Whereas we have no reason to believe that the number of the birds of any country increases at all in 15 or 150 years. It is evident, therefore, that each year an immense number of birds must perish as many in fact as are born; and as on the lowest calculation the progeny are each year twice as numerous as their parents, it follows that, whatever be the average number of individuals existing in any given country, twice that number must perish annually —a striking result. [...] Wild cats are prolific and have few enemies; why then are they never as abundant as rabbits? The only intelligible answer is, that their supply of food is more precarious [...] It appears evident, therefore, that so long as a country remains physically unchanged, the numbers of its animal population cannot materially increase. If one species does so, some others requiring the same kind of food much [must] diminish in proportion. The numbers that die annually must be immense; and as the individual existence of each animal depends upon itself, those that die must be the weakest –the very young, the aged, and the diseased– while those that prolong their existence can only be the most perfect in health and vigour —those who are best able to obtain food regularly, and avoid their numerous enemies. It is, as we commenced by remarking, «a struggle for existence», in which the weakest and least perfectly organized must always succumb.

En este mismo manuscrito, Wallace explicó el proceso de divergencia que gobierna la increíble diversidad de seres vivos. He aquí otras citas del mismo artículo:

[...] Most or perhaps all the variations from the typical form of a species must have some definite effect, however slight, on the habits or capacities of the individuals. Even a change of colour might, by rendering them more or less distinguishable, affect their safety [...] If, on the other hand, any species should produce a variety having slightly increased powers of preserving existence, that variety must inevitably in time acquire a superiority in numbers. Now, let some alteration of physical conditions occur in the district —a long period of drought, a destruction of vegetation by locusts, the irruption of some new carnivorous animal [...] it is evident that, of all the individuals composing the species, those forming the least numerous and most feebly organized variety would suffer first, and, were the pressure severe, must soon become extinct [...] The superior variety would then alone remain ... Such a variety could not return to the original form; for that form is an inferior one, and could never compete with it for existence ... Here, then, we have progression and continued divergence de-

duced from the general laws which regulate the existence of animals in a state of nature, and from the undisputed fact that varieties do frequently occur… Now the scale on which nature works is so vast –the numbers of individuals and periods of time with which she deals approach so near to infinity–, that any cause, however slight, and however liable to be veiled and counteracted by accidental circumstances, must in the end produce its full legitimate results.

Las teorías de selección natural de Darwin y Wallace no son idénticas y difieren con respecto a, **1)** el rol de la selección sexual, **2)** si la competencia sucede básicamente entre individuos o variedades, y **3)** cómo evoluciona la conciencia humana (Smith, 2012). Pero un cuarto aspecto ha sido generalmente pasado por alto: la selección natural de Darwin, más tarde caracterizada como la sobrevivencia del más adaptado, expresa que la adaptación resulta en adaptación. Al respecto, Lewontin (1980) ha escrito *El proceso es la adaptación y el resultado final es la condición de estar adaptado… el problema es cómo las especies pueden estar en todo momento adaptándose y adaptadas.* Sin duda una argumentación criticada por tautológica, que valida las causas mediante los resultados. Por eso, la conceptualización de Wallace se enfoca en la exterminación mediante un mecanismo que elimina a los maladaptados (Morgan, 1888). La eliminación natural representa un mejor vehículo para relacionar la selección natural individual con otros fenómenos evolutivos como la extinción masiva, la divergencia, la extensión y el origen mismo de la variación (Smith, 2011, 2012). La selección natural de Wallace no solo enfatiza las interacciones ecológicas pues, como lo destacó Gregory Bateson (1972), su descripción del principio de lucha por la existencia representa el primer ejemplo de modelamiento cibernético por retroalimentación, anticipado en 100 años al desarrollo de la disciplina (Bateson, 1979). Aquí la metáfora que usa Wallace para referirse a la selección natural: *La acción de este principio es exactamente igual al del regulador centrífugo de una máquina a vapor que revisa y corrige cualquier irregularidad casi antes que se haga evidente; y de igual modo, ninguna deficiencia desbalanceada en el mundo animal puede alcanzar una magnitud conspicua debido a que se hará sentir en el primer paso, haciendo difícil la existencia de modo que la extinción sin duda ocurrirá pronto* (Smith, 2012).

En su famosa carta a Darwin, Wallace escribió en 1866: *la selección natural no hace tanto en la selección de variaciones especiales como en la exterminación de las más desfavorables.* Además, criticó el uso de la expresión *selección natural* porque el concepto de sobrevivencia del más adaptado es solo la justa expresion del hecho; la selección natural es una expresión metafórica de ello, y hasta cierto grado, indirecta e incorrecta, *since nature does not so much select special varieties as exterminate the most unfavourable ones* (Smith, 2011). Esta posición también era compartida por C.L. Morgan al manifestar que en

la selección natural las variantes desfavorables se eligen por su sobrevivencia. *En la eliminación natural las deficiencias comparadas desaparecen*. Más adelante agrega: *Si volvemos al fenómeno que Mr. Darwin denominó selección sexual, tenemos en juego tanto la selección como la eliminación* (Morgan, 1888). Un beneficio inmediato de este razonamiento es que permite diferenciar la selección para la domesticación, de la selección natural. En la primera, la adecuación biológica está predeterminada y se selecciona deliberadamente para un cierto propósito. En la segunda, la remoción no está predeterminada. Se mantienen las adaptaciones exitosas en función del compromiso ambiental (cualquiera que sea) y de paso se elimina la trampa tautológica (Smith, 2012). Igualmente, el insigne zoólogo J.P. Grassé (1977) se refiere a la selección darwiniana como el principio de la muerte, ineficiente e incapaz de explicar las grandes transiciones evolutivas. Con todo, si hubiese triunfado la lógica de la eliminación, hoy tendríamos una teoría de la evolución muy diferente, que nos habría orientado en una dirección totalmente distinta (Bateson, 1979; Smith, 2011).

La controversia sobre la correspondencia entre Wallace y Darwin

El 6 marzo de 1858, Wallace había transformado sus ideas sobre selección natural y divergencia en el trabajo **On the Tendency of Varieties…,** que envió a Darwin posiblemente el 9 de marzo del mismo año, cuando un barco de carga holandés zarpó desde Ternate. La fecha de arribo de este manuscrito a la mansión de Darwin es un asunto de punzante controversia. Sus detractores sugieren que Darwin plagió el trabajo de Wallace, argumentando que el trabajo debió haberse recibido entre el 3 y el 4 de junio, dando tiempo a Darwin para leerlo privadamente (Davies, 2012; Smith, 2013). Otros, sostienen que el trabajo llegó el 18 de junio, como afirma Darwin (Van Wyhe y Rookmaaker, 2012). La primera posición se fundamenta en una carta que llegó a Londres el 2 de junio de 1858 y entregada al día siguiente (Davies, 2012), enviada por Wallace al hermano de Henry Bates, y despachada el mismo día que la dirigida a Darwin. Llama la atención que, a pesar del ordenado y copioso archivo epistolar que mantenía Darwin, no se ha encontrado ni el manuscrito de Wallace ni la carta que lo acompañaba o el sobre que la contenía (Brackman, 1980; Smith, 2013). Sin embargo, toda correspondencia posterior entre ambos está debidamente archivada. Un incidente sin duda curioso…

Entre 1844 y 1858 Darwin había estado lidiando infructuosamente con el problema de la divergencia evolutiva. Pero, según sus propias palabras, llegó a formular la divergencia independientemente el 8 de junio de 1858, con antelación a Wallace. Sucede que el manuscrito de Wallace lo descolocó completamente, al extremo que consideró la posibilidad de abandonar su propio trabajo (Beddall, 1968). Estaba emocionalmente devastado y en este punto,

sus más próximos amigos, el geólogo Charles Lyell y el botánico J.D. Hooker, luminarias en la ciencia inglesa de entonces, intervinieron para proteger la prioridad de sus ideas (England, 1997). El problema era que Darwin no tenía nada presentable, así es que, con su anuencia, ambos científicos exhumaron los extractos del ensayo de 540 páginas, escrito en 1844, pero sin publicar. También incluyeron una carta que Darwin había escrito al botánico de Harvard, Asa Gray, en septiembre de 1857, para demostrar la prioridad intelectual de Darwin sobre Wallace. Irónicamente, Gray consideró que el principio de divergencia de Darwin era *penosamente hipotético* (Davies, 2012).

Aunque el protocolo dictaba que el trabajo de Wallace fuese leído primero debido a que había sido escrito con antelación, Lyell y Hooker dispusieron lo contrario, sorteando en forma definitiva la barrera de la prioridad intelectual (Lloyd y cols., 2010). Y como el manuscrito que Wallace había enviado a Darwin se publicó con posterioridad (sin que Wallace lo supiera), quedó definitivamente sellada la prioridad intelectual de Darwin (Sarkar, 2008). Wallace nunca había expresado que el manuscrito que envió a Darwin era para publicación. Aparentemente, la obsesión de Darwin por la prioridad se siguió manifestando en las primeras ediciones de **El Origen de las Especies,** donde elude los hechos (Lloyd y cols., 2010). En efecto, no hay reconocimiento ni mención hacia figuras señeras como Edward Blyth, Robert Chambers y Patrick Matthew, o su abuelo Erasmus Darwin. De este último, Darwin dijo que *solo había anticipado las ideas erradas de Lamarck* (Darlington, 1959).

Cabe notar la difundida creencia en que Darwin y Wallace leyeron un trabajo en conjunto en la Linnean Society of London (England, 1997). No obstante, la secuencia de eventos históricos debidamente establecidos, desacredita la tesis de que ambos científicos hayan leído o publicado un trabajo en coautoría en dicha sociedad o en su revista (Brackman, 1980; Kenyon, 2000). Las contribuciones de Darwin y Wallace fueron precedidas por sendas cartas de Lyell y Hooker, leídas en la sesión del 1 de julio de 1858. Allí explicaban las razones que motivaron tan noble acción. Primero se leyó el resumen del borrador de Darwin, agregado más tarde a la tercera edición de **El Origen de las Especies.** Este escrito ha sido calificado como *the most unreliable account that ever will be written* (el relato menos confiable que jamás se haya escrito; Darlington, 1959). En seguida se leyó el resumen de la carta de Darwin a Asa Gray. En tercer lugar se leyó el trabajo de Wallace **On the Tendency of Varieties…** Los títulos para estos artículos, junto a la carta que los acompañaba, fueron: *Charles Darwin and Alfred Russel Wallace On the tendency of species to form varieties,* y *On the perpetuation of varieties and species by natural means of selection* (Journal of the Linnean Society of London (Zool.) 3: 45-62, 1858). Por razones obvias, Darwin quedó muy satisfecho cuando supo del estricto

orden cronológico y alfabético que se había seguido. Además, le corrigieron la puntuación, sintaxis e incluso frases completas de su manuscrito. Wallace, en cambio, estando en Borneo, no tuvo idea de cómo y por qué su manuscrito había sido publicado sin su consentimiento. Para estampar claramente su desasosiego, Wallace escribió el 22 de noviembre de 1869: ... *as soon as my ague fit was over, I sat down, wrote out the article, copied it, and send it off by the next post to Mr. Darwin. It was printed without my knowledge, and of course without any correction of proofs. I should, of course, like this act to be stated* (Meyer, 1895). Darwin nunca reconoció que el manuscrito que Wallace envió para su consideración no era para ser publicado. La investigación más exhaustiva sobre este confuso episodio se publicó con el nombre de **A Delicate Arrangement** (Brackman, 1980) y también está detallado en el trabajo detectivesco de Beddall (1968).

En 1860, Wallace recibió una copia del **Origen** y manifestó su admiración genuina por la obra de Darwin, publicada el 24 de noviembre de 1859. Libre de rencor o malicia, mostrando la real dimensión de su temple, Wallace escribió: *I feel much satisfaction in having aided in bringing about the publication of this celebrated book, and with the ample recognition by Darwin himself of my independent discovery of «natural selection».* El reconocimiento público de Darwin por los logros de Wallace apareció en una frase, recién en la tercera edición de **El Origen de las Especies.** Allí le dio crédito por el acicate e ímpetu que le brindó su manuscrito para que escribiese su libro (Beddall, 1968). La publicación de Wallace (aparecida más tarde en los *Anales* de la Sociedad Linneana), al igual que la obra de Charles Lyell, no son mencionadas por Darwin.

En su libro **The Origin of Species and Genera** (1880), Wallace distinguió claramente entre el concepto de *descendencia* y el origen de las especies por selección natural. Para entonces, ambos evolucionistas habían divergido significativamente en sus visiones evolutivas, principalmente debido a que Wallace no creía que la mente humana (junto con la abstracción del pensamiento matemático, la moral y la espiritualidad) pudiese ser explicada por selección natural, selección sexual o por las meras propiedades de la materia (Sarkar, 2008). Para Wallace, la pérdida del vello corporal, el poder vocal de la laringe, la estructura de la mano y el tamaño y complejidad del cerebro de los humanos no habían contribuido a la sobrevivencia y reproducción de la gente con quienes había vivido en los trópicos (Liu, 2010). Sin explicitarlo, estaba en contra del rol magnánimo y omnipresente atribuido a la selección y a la competencia biológica irrestricta. Por el contrario, creía firmemente en la igualdad del potencial de todas las razas humanas (Glickman, 2009). Su descripción de los patrones culturales y del comportamiento social de los grupos

étnicos de Malasia e Indonesia son muy cuidadosos y carentes de los prejuicios eurocéntricos victorianos que tiñen las ideas de Darwin (Sarkar, 1998). Wallace no acataba el descrédito de Darwin por la herencia de los caracteres adquiridos. Así, en las ediciones posteriores del **Origen,** Darwin confió más y más en el lamarckismo como acelerador del proceso evolutivo, aunque ello iba en detrimento de la teoría original. Estas diferencias llevaron a Darwin a escribirle en 1869, *I hope you have not murdered too completely your own and my child* (Williams *et al.).*[†] A diferencia de Darwin, quien usaba la analogía entre la selección natural y artificial para fundamentar sus ideas, Wallace enfatizó las diferencias entre los dos mecanismos sosteniendo que la selección sexual era un principio significativo, pero suplementario. Al respecto, escribió:

A menos que Darwin pueda mostrarme que esta facultad latente en las razas inferiores haya podido desarrollarse a través [de] la sobrevivencia del más adaptado, debo creer que hay algún otro poder (independiente de la selección natural) que causó tal desarrollo. Me parece que el bonus probandi *será para aquellos que mantengan que el hombre, su cuerpo y mente pudieron haberse desarrollado desde un animal cuadrúmano por selección natural* (Glickman, 2009).

En 1889, Wallace publicó su propia versión de la teoría de la evolución. La llamó simplemente **Darwinismo: Una Exposición de la Teoría de la Selección Natural —con Algunas de sus Aplicaciones.** De esta forma, acuñó para siempre el término *darwinismo,* autoinfligiéndose definitivamente un rol secundario en la saga evolutiva que había liderado.

La carrera posterior de Wallace

Wallace retornó a Inglaterra en 1862, cuando era un conocido naturalista. Pero no tenía asegurado su bienestar económico. Intentó evitar el materialismo rampante que se destila de la visión darwiniana mediante un puente que uniese la ciencia y la espiritualidad (Liu, 2010). Entonces trató de combinar ambas disciplinas para comprender el origen de la mente humana y la ética evolutiva, según el progresionismo victoriano de la época. Al final de su carrera, se convirtió en un intelectual aislado, un excéntrico cuestionador de las presunciones que sostenían los valores victorianos. Nunca aceptó los principios del capitalismo de libre mercado y su confianza en el socialismo de Richard Owens lo llevó a impulsar la reforma agraria pues el estado inglés solo protegía a los latifundistas (Hodge, 2009). Sus profundos valores humanistas y su compromiso con las masas explotadas fueron atributos que distinguieron su rica personalidad (Lloyd y cols., 2010). Como activo espiritualista, argumentó que el origen de la vida, la emergencia de la conciencia y la evolución de las facultades mentales superiores del hombre, no podían

† www.storybehindthescience.org

explicarse por causas exclusivamente materiales. Se requería la intervención de una inteligencia espiritual superior. A estas ideas, que causaban el desasosiego de Darwin y de muchos evolucionistas, las llamaba *mi herejía especial.*

Wallace también emergió como uno de los mayores críticos de las campañas de vacunación, argumentando que el beneficio frente a la poliomielitis era más bien marginal, comparado con el riesgo de desarrollar la enfermedad debido a la vacuna. Su aprensión no era descabellada considerando que la emergencia del HIV-1 en humanos está asociada directamente con la inoculación y transmisión del virus de deficiencia inmune de los simios (SIV; cpz) presente en chimpancés infectados, usados en los ensayos de 1950 (Martin, 2015). Conociendo su compromiso social, se entiende por qué combatió el sistema de salud coercitivo y sesgado que aplicaba el rigor de la ley a la clase obrera (pero no a los acomodados) si no se vacunaban (Weber, 2010).

En sus intentos por comprender la evolución de la mente, también se interesó por la frenología, una antigua teoría que, basándose en la forma del cráneo y las facciones, suponía que se podía determinar el carácter y los rasgos de la personalidad humana. La frenología ha perdido credibilidad aunque, como doctrina materialista, es pionera de las hipótesis alternativas sobre la evolución del cerebro, como la de Papez-Maclean, la localización de la función cerebral y los diagramas sobre la mente, sus laberintos y mapas conceptuales (Hampden-Turner, 1981). El compromiso de Wallace por la frenología jugó un rol decisivo en su rechazo a la selección natural como el determinante de la naturaleza humana. Posiblemente, debido a sus ideas heterodoxas, nunca obtuvo un trabajo estable ni siquiera en un museo. Gracias a los esfuerzos de Darwin y sus influencias, se le otorgó una pensión de servicio civil por 200 libras esterlinas anuales, a partir de 1881.

La biogeografía teórica también interesaba a Wallace; pero sus incursiones en conservación biológica no tuvieron eco. Sin embargo, a partir de 1990, la biología de la conservación ha ganado prestancia. Actualmente, el conocimiento biogeográfico y macroecológico es fundamental en los planes de conservación biológica, con lo cual el genio de Wallace ha sido exhumado. Como ejemplo se puede destacar la creación del sitio web de la Western Kentucky University (USA), que contiene más de 100 de sus publicaciones originales, una infinidad de cartas, trabajos y notas.[‡] También se ha generado un número virtual de los trabajos que han aparecido en las revistas de la Linnean Society.[§] Este renovado interés ha permitido aquilatar las contribuciones de Wallace, exponien-

‡ www.wku.edu/~smithch/home.htm (Leslie, 2001).

§ http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.111/(ISSN)1095-8312/homepage/alfred_russel_wallace_virtual_issue.htm (Allen, 2013).

do los orígenes y el desarrollo inicial de la teoría de la selección natural con una nueva mirada que ahuyenta la visión algo distorsionada y simplista que gotea desde el neodarwinismo y deslava la figura de Wallace (Gallardo, 2013).

Las ideas de Charles Darwin (1809-1882)

La teoría darwiniana de la evolución, que unifica y explica el origen y causas de la diversidad biológica, enraíza en la experiencia observacional de Darwin en Patagonia y Galápagos. Los fósiles de Patagonia le proporcionaron datos incontrovertibles de los cambios que afectan el tamaño y la forma de los organismos, a medida que transcurre el tiempo. Por ejemplo, los fósiles de grandes marsupiales diente de sable *(Thylacosmilus),* cuyos colmillos medían 20-30 cm de largo, son indicadores faunísticos extintos que se diferencian notablemente de las formas actuales. Otro grupo de mamíferos patagónicos extremadamente diversos eran los Xenarthra (etimológicamente, *articulaciones raras).* Entre ellos sobresalen los Gliptodontes, que eran armadillos gigantes de dos metros de diámetro, y los perezosos terrestres *(e.g., Megatherium, Milodon),* de dos a tres metros de altura. Un tercer grupo de mamíferos extintos encontrados en Patagonia lo constituían los Notoungulados (ungulados del sur). Eran formas herbívoras, con molares de bajas cúspides *(e.g., Toxodon).* Otras formas de ungulados patagónicos extintos son los ancestros de los camélidos sudamericanos (Simpson, 1980).

La diversidad de los fósiles patagónicos constituyó una evidencia fuerte de la modificación de los linajes en el tiempo. También observó que los mamíferos patagónicos actuales se asemejan más a los fósiles patagónicos que a los fósiles europeos del mismo estrato geológico. La similitud morfológica de los caracteres entre organismos dispares y la distribución de plantas y animales en continentes e islas, también sirvió de evidencia para apoyar la divergencia a partir de un ancestro común.

El despliegue histórico de la vida, con sus actores vivientes y fósiles, representa un dramático coro de divergencias y extinciones, propias del proceso evolutivo. Los fósiles representan vestigios mineralizados de organismos que habitaron la tierra en tiempos remotos. Por tal condición, señalan cambios y reemplazos bióticos que requieren una explicación sólida y convincente. Los fósiles son metrónomos que marcan el paso gradual y sincopado del devenir evolutivo. Su morfología y el conocimiento inferencial de sus formas de vida reflejan un mundo cambiante. Su análisis permitió que la paleontología creciera desde una mera descripción de fósiles hasta convertirse en un sólido pilar interpretativo. El gran apoyo de los fósiles a la biología evolutiva radica en que constituyen un dato objetivo, independiente del observador. El *dato*

puede ser manipulado e interpretado de mil maneras, pero eso no lo invalida como tal. En este sentido, frente a la disputa creacionismo/evolución, los fósiles son el arma más poderosa de los evolucionistas.

En las Galápagos, el pensamiento científico de Darwin se nutrió de la dimensión espacial y el aislamiento en islas remotas. Este contexto le permitió asociar los cambios morfofisiológicos con el aislamiento geográfico para adelantar cómo se originan las adaptaciones en tales circunstancias. La presencia de grandes tortugas terrestres e iguanas adaptadas a una alimentación de algas submarinas, sirvieron de evidencia de las transformaciones que han experimentado estos reptiles, de origen continental, en tiempo relativamente breve. En el caso de los pinzones y las iguanas, la presión alimentaria puso un nuevo contexto ambiental para que la selección natural promoviese la modificación del pico de los pinzones y de las extremidades de las iguanas. En estas últimas, evolucionaron garras más fuertes para sujeción en las rocas, se alteró la piel haciéndose más resistente al agua salada, y los sistemas digestivo y renal se modificaron para digerir y excretar alimentos con alto contenido salino.

Darwin reconoció dos clases de islas: las oceánicas y las continentales. Las primeras se encontraban muy alejadas del continente, se formaban por acción volcánica, contenían especies muy particulares que descendían con modificación desde ciertos ancestros que las habían colonizado. En contraste, las islas continentales se encontraban a menor distancia y se habían formado por separación desde el continente. También observó que las especies isleñas constituían un subconjunto de aquellas que habían colonizado el continente.

Los pinzones de las islas Galápagos representan otro pilar zoológico que apoya la doctrina de descendencia con modificación. Su estudio demuestra la diferenciación de aves insulares cuyos ancestros viven en el continente. Las modificaciones del pico de los pinzones se considera que obedecen a radiación adaptativa pues las distintas formas, derivadas de un linaje ancestral, han particionado el nicho trófico desde especies granívoras a insectívoras. Incluso, una especie hace uso de *herramientas,* al utilizar una espina de cactus para buscar y extraer orugas desde las oquedades de esas plantas.

Las ideas de Darwin se enmarcan en una concepción geológica uniforme. Este uniformismo, propuesto por el geólogo inglés Charles Lyell alrededor de 1830, sostiene que los procesos erosivos, tectónicos, volcánicos, etc., del pasado, han tenido cualidades y efectos similares a los actuales. Lyell también aplicó el uniformismo a las especies, atribuyéndoles invarianza en el corto plazo. Estas ideas sirvieron a Darwin para sostener que el cambio evolutivo es gradual. El uniformismo se oponía al catastrofismo que afirmaba que las discontinuidades entre la fauna fósil y la reciente se debía a eventos únicos y

diferentes a los actuales. Para los biogeógrafos, la gran contribución de Lyell significó que los fósiles fuesen considerados indicadores confiables para escudriñar el pasado y no meras rocas con aspecto de restos biológicos. Desde entonces, un fémur fosilizado se interpreta como el hueso mineralizado, propio de la extremidad de un animal con ciertas características particulares, y no como una roca con forma de hueso.

Antes de iniciar sus viajes alrededor del mundo (embarcado en el *H.M.S. Beagle,* entre 1831 y 1836), las ideas biológicas de Darwin giraban alrededor del fijismo e inmutabilidad de las especies. Esta concepción señalaba que cada unidad biológica constituía una entidad única, separada de las otras por características fundamentales, renuentes al cambio. La idea de evolución era familiar a su abuelo, Erasmus Darwin, como veremos más adelante.

Durante su viaje en el *Beagle,* Darwin comenzó a recolectar evidencia para el que sería su libro más importante, **El Origen de las Especies** (Darwin, 1859). La tesis más popular y malentendida de su obra es que el hombre desciende del mono. En verdad, lo que afirma es que el hombre y el mono tuvieron un ancestro común en el pasado; por eso se habla de *ancestría con modificación.*

Darwin provenía de una familia acaudalada. Estudió en Edimburgo y Cambridge entre 1825-1831. Llegó a Sudamérica en el *Beagle,* comandado por el capitán Robert FitzRoy. El viaje duró cinco años. Durante su visita a Chile experimentó un gran sismo, el 20 de febrero de 1835. Después de su viaje, publicó tres libros: **Structure and Distribution of Coral Reefs** (1842), **Volcanic Islands** (1844) y **South America** (1846), donde propuso ciertas teorías (aun vigentes) que combinaban el vulcanismo con la erosión. De acuerdo a sus escritos, estaba convencido de que las cuatro fuerzas geológicas de Lyell (levantamiento de masas terrestres, subducción, erosión y sedimentación), eran una propuesta superior a las precedentes para explicar el balance natural en el tiempo.

Al regreso de sus viajes, Darwin conoció las ideas de Thomas Malthus sobre ciertos principios demográficos expuestos en su libro **Essay on the Principle of Population** (Malthus, 1798); este autor sostenía que la sobrepoblación genera pobreza y hambre y que, si no hay restricción a la reproducción incontrolada de los organismos, se produce una lucha por la existencia.

Estas ideas fueron tan cruciales para Darwin que escribió: ... *it at once struck me that under these circumstances favorable variations would tend to be preserved and unfavorable ones to be destroyed.* Darwin sostenía que la superficie terrestre, los organismos y el universo, están en flujo permanente. Al afirmar que los cambios eran regulares y gobernados por ciertos factores ambientales, propuso que, si se conocían los agentes causales del presente, se podía explicar cómo se había producido la modificación de los organismos.

Así, su visión de la evolución reflejaba dos aspectos cruciales: que las diversas formas de vida han aparecido por *descendencia con modificación* de especies ancestrales, y que el mecanismo de modificación es la *selección natural.* Debido a que este mecanismo ha actuado por millones de años, produce adaptación como resultado.

Tradicionalmente, las ideas de Darwin se han resumido en cinco pasos:

1) La Teoría de Selección Natural requiere que las características consideradas presenten variación y que estas sea heredable; sin selección, las características favorables son eliminadas (o mantenidas) por puro azar en las poblaciones.

2) Todos los organismos tienen una capacidad reproductiva que excede al reemplazo.

3) El ambiente es finito y azaroso y, por lo tanto, hay una suerte de lucha por la existencia entre los organismos.

4) Como consecuencia de las diferencias individuales, los organismos más aptos dejan más descendencia.

5) Los descendientes tienden a parecerse a sus progenitores porque heredan sus genes.

Según lo esbozado anteriormente, la mecánica básica de la selección natural se apoya en tres hechos: sobreproducción de descendientes, herencia y variación. Tambien consta de un silogismo inferencial: que la selección natural (o el argumento del éxito reproductivo diferencial) promoverá en promedio las variantes organísmicas que, fortuitamente, estarán más adaptadas a los ambientes fluctuantes. Dichos organismos pasarán sus características a la descendencia mediante la herencia *(Figura 1-3).*

Darwin rechazó algunas ideas de Lamarck en cuanto a que, **a)** la evolución era un proceso de perfeccionamiento gradual que culminaba con la apari-



Figura 1-3 Visión darwiniana de la evolución

Como la reproducción genera muchos más individuos que los que el ambiente permite, se produce una fricción *(lucha por la existencia)* en relación al rasgo heredable que se considere. La ventaja adaptativa de unos organismos frente a otros corresponde al efecto de selección natural que, a la larga, produce la adaptación de los organismos a las condiciones ambientales de ese momento.

ción del hombre; **b)** que si las especies se modificaban, otras debían formarse por creación continua y espontánea; y **c)** que el mecanismo evolutivo operaba mediante herencia de caracteres adquiridos. No obstante, en las reediciones de su obra, Darwin se apoyó más y más en las explicaciones lamarckianas, consideradas anatema por el neodarwinismo *(p. 115)*.

Sin embargo, su objeción a la herencia de los caracteres adquiridos carecía de fundamento empírico. Posteriormente, el argumento fue rechazado cuando mediante un clásico experimento hipotético-deductivo en ratones, Augusto Weismann demostró en 1883 la diferencia entre somatoplasma y germoplasma. Su estrategia de investigación consistió en criar una camada de ratones y cortarles la cola a todos. Luego los apareaba y repetía el cercenamiento a los descendientes. Este proceso lo reiteró por 40 generaciones; pero los ratones siguieron naciendo con cola, a pesar de las predicciones lamarckianas de herencia adquirida. Weismann concluyó que el somatoplasma

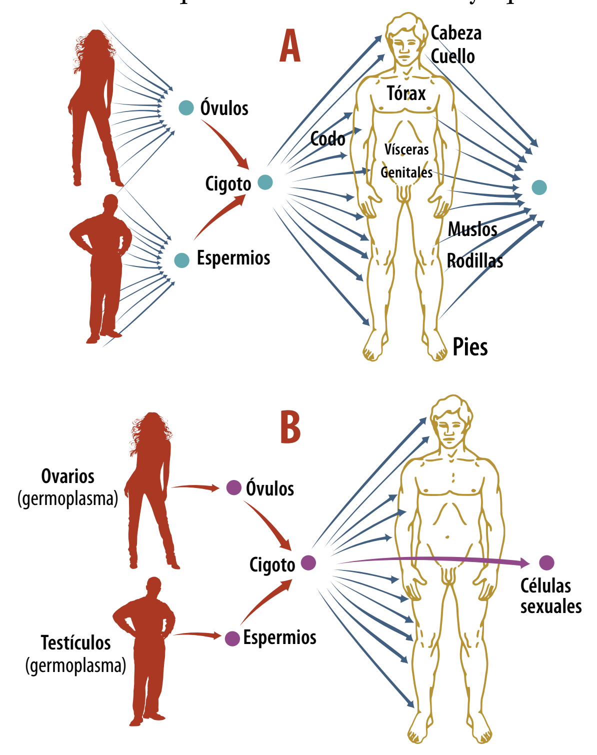


Figura 1-4 Preformismo y epigénesis

A) La Teoría de la Pangénesis sostiene que todas las células del cuerpo contribuyen con su material genético en la formación de los gametos. **B) La Teoría del Germoplasma** de Weismann demostró que solo las gónadas producen el material genético que forma los gametos.

y el germoplasma eran dos linajes celulares separados y que las mutaciones/alteraciones que ocurrían a nivel somático no se heredaban. Esta diferenciación constituye la barrera de Weismann y se ha generalizado como un dogma incontrovertible, aunque no se ha comprobado en muchos taxa de animales marinos y en las plantas no se cumple. La controversia acerca de los caracteres adquiridos, aun continúa.

Otro problema que enfrentó Darwin, guarda relación con los principios hereditarios. En el siglo XIX, los naturalistas que estudiaban caracteres cuantitativos de los animales domésticos, adherían a la herencia de las sangres mezcladas como explicación de sus resultados. Según esta creencia, del cruzamiento entre organismos altos y bajos se obtendrían descendientes de tamaño intermedio. Pero si el resultado implicaba homogenización de la variación, ¿Cómo se explicaba la persistencia de la variabilidad fenotípica durante millones de años de supuesta homogenización? En un intento poco fructífero, Darwin formuló su tristemente célebre teoría de las gémulas, una variante singular del preformismo. Resumidamente, se argumentaba que cada parte del cuerpo formaba copias microscópicas de sí mismo (gémulas) que viajaban por el torrente sanguíneo para ensamblarse en las gónadas *(Figura 1-4).* Pero la respuesta a la paradoja de la homogenización hereditaria no podía explicarse por gémulas ni preformismo, sino por la herencia particulada, derivada del trabajo de Gregor Mendel. Sus leyes de la herencia, publicadas en 1865, permitían explicar la persistencia y la variación de los rasgos fenotípicos. Todo indica que Darwin no leyó el artículo que Mendel le envió a su domicilio, pues fue encontrado sin abrir en su biblioteca. En este punto es preciso destacar que aunque Darwin no pudo explicar coherentemente el origen de la variación, sus conclusiones parecen acertadas. Desde una perspectiva informacional, la evolución darwiniana solo trasmite información genética entre las generaciones. En cambio, la visión lamarckiana sostiene que la información, obtenida durante la vida del organismo, se transmite a las generaciones futuras. La formulación darwiniana es fundamentalmente externalista, porque el ambiente gatilla y promueve los cambios mediante mutaciones aleatorias, orientadas por la selección en pro de la optimización evolutiva. Para el darwinismo no hay reacción interna que module el curso del cambio organísmico. El organismo resulta ser un reservorio, pero el ambiente es definitorio. Es también una teoría eminentemente funcional, porque el proceso evolutivo queda reducido a cambios de naturaleza adaptativa, según se ilustra en la *Figura 1-3.*

Argumentos que apoyan la evolución

Basándose en la evidencia fósil, la evolución es un hecho y una teoría. Como

tal, deben existir pruebas incontrovertibles de su ocurrencia. Las evidencias más contundentes de cambio surgen del registro fósil, la anatomía comparada, la biología molecular (estructural y regulatoria), la biogeografía, la genética y la genómica comparada. Estas evidencias apoyan la hipótesis de monofilia, actualmente bastante cuestionada *(p. 416)* y que las diferencias entre los organismos se producen por modificaciones sucesivas, y no por haberse creado anatomías diferentes desde su inicio. Los fósiles son restos mineralizados de organismos que existieron en tiempos pretéritos; no son una construcción mental del hombre para buscarle sentido a la naturaleza. Representan la impronta de formas que deben ser explicadas coherentemente. Quienes no suscriben esta explicación argumentan que el registro fósil nos muestra formas distintas, pero prácticamente ninguna evidencia de que el fenómeno sucede por evolución gradual (Grassé, 1977).

La anatomía comparada entrega explicaciones consistentes con la paleontología. Por ejemplo, al observar el esqueleto de ballenas, humanos y murciélagos, se aprecia una similitud innegable en el diseño arquitectónico de las extremidades. Si examinamos el brazo humano, la pata del gato y la aleta de la ballena, se aprecia el mismo diseño anatómico (brazo, antebrazo, carpos, dedos, músculos, piel, etc.). Estas estructuras se denominan homólogas *(Figura 1-5),* porque tienen un origen común. Su transformación obedece a cambios regulatorios en genes compartidos que modulan el desarrollo. Los análisis de anatomía comparada, por ejemplo, señalan una estrecha proxi-

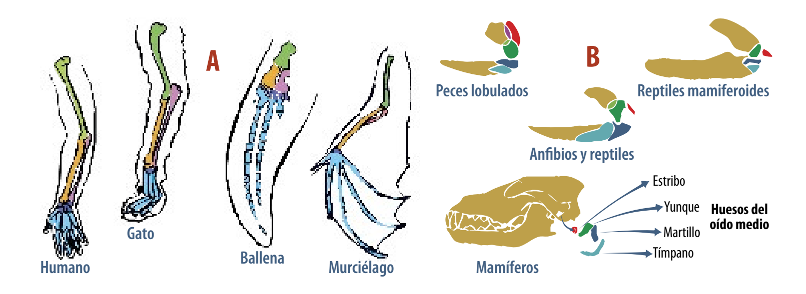


Figura 1-5 Homologías como argumento a favor de la evolución

A) Homología en las extremidades de los vertebrados. Las similitudes estructurales (anatómicas, embriológicas o moleculares) son el resultado de ancestría común. **B) Homología de los huesos mandibulares en vertebrados y disminución de los elementos óseos que la conforman.** El cuadrado y el articular, que eran huesos mandibulares en los anfibios y reptiles, se transformaron en el yunque y el martillo del oído medio de los mamíferos, respectivamente. La columnella de los tetrápodos ancestrales, dio origen al estribo en los mamíferos. La articulación escamoso-dentario que pone en contacto el cráneo con el único hueso de la mandíbula, es un rasgo definitorio de los mamíferos. Las estructuras homólogas se ilustran de un mismo color.

midad entre el hombre y el chimpancé y una menor afinidad de los simios con los osos. A su vez, osos y humanos se relacionan entre sí y, además, con las ballenas, porque todos comparten estructuras homólogas, como sus extremidades, anatomía interna, diseño corporal, etc. Del mismo modo, todos los vertebrados poseen un plan arquitectural similar cuya homología sugiere que derivan de un ancestro común.

Otros argumentos contundentes de evolución se obtienen del análisis de rasgos vestigiales que, como su nombre lo indica, no son funcionales. Sin embargo, se asemejan a otros, con funciones muy específicas, en taxa relacionados. El estudio de estas homologías ha demostrado que las serpientes y las ballenas aun poseen vestigios internos de lo que fue la cintura pélvica funcional, donde se articulan las extremidades posteriores. Los fósiles que muestran formas transicionales apoyan la argumentación de que las estructuras vestigiales derivan de otras por divergencia desde su ancestro común. Actualmente sabemos que las mutaciones que afectan la expresión del gen *Hox*C6 interfieren con la aparición de las extremidades *(p. 504)* En síntesis, el estudio de las homologías ha sido el pilar para construir una teoría darwiniana de la evolución, basada en la hipótesis de monofilia y gradualismo evolutivo.

Otros argumentos se desprenden de la observación y análisis de embriones. Durante el desarrollo intrauterino, los embriones y fetos humanos exhiben características similares a las de otros embriones de vertebrados, indicando un parentesco compartido. Por ejemplo, los arcos branquiales, los somitos y el sistema circulatorio cerrado están presentes en todos los embriones de vertebrados. En los peces y anfibios, los arcos branquiales dan origen a las branquias mientras que en aves y mamíferos evolucionan en estructuras del oído, de la boca y del tracto respiratorio de los adultos *(e.g.,* trompa de Eustaquio, huesecillos del oído medio, apertura externa del oído, etc.). Es decir, las mismas estructuras se han modificado de tal modo que han adquirido nuevas funciones a partir de un origen común. Esta similitud embriológica, conocida como Ley Biogenética, fue planteada por Ernst Haeckel y sostiene que la *ontogenia recapitula la filogenia.* Aunque actualmente se reconoce que los rasgos fundamentales (iniciales) de la ontogenia están presentes en mayor número de taxa que los caracteres más específicos (o tardíos), la recapitulación en el sentido de Haeckel no es un atributo generalizado de relación 1:1 entre ontogenia y filogenia *(Figura 1-6A).* El enfasis embriológico ha sido una contribución sustancial a la comprensión del proceso evolutivo.

Las transformaciones morfológicas paralelas de los metaterios y euterios, también argumentan a favor de la ancestría común. El paralelismo morfológico, ejemplificado por los marsupiales de Australia, que remeda la de los mamíferos placentados del resto del mundo, apoya la monofilia y la modifi-

cación del plan corporal básico, en distintos continentes *(Figura 1-6B).* Este paralelismo no obedece a presiones selectivas similares; más bien representa el mismo *Bauplan* en dos grupos diferentes.

La ancestría común también explica por qué los taxa que habitan islas oceánicas se asemejan a las formas continentales más cercanas. En el caso de la herpetofauna de las islas Galápagos, las similitudes de las tortugas e iguanas con sus contrapartes continentales, apoyan la diferenciación insular a partir de migrantes.

Los cambios heredables que pueden inducirse mediante selección artificial se han esgrimido como argumento de evolución. Los múltiples ejemplos de domesticación de plantas y animales señalan que la morfología y los rasgos funcionales se modifican al efectuarse un programa de selección. Sin embargo, si la presión de selección se afloja y se permiten los apareamientos aleatorios, la diferenciación lograda se diluye en el tiempo. Del mismo modo, el ejemplo de la polilla indica que el cambio de coloración puede ser inducido

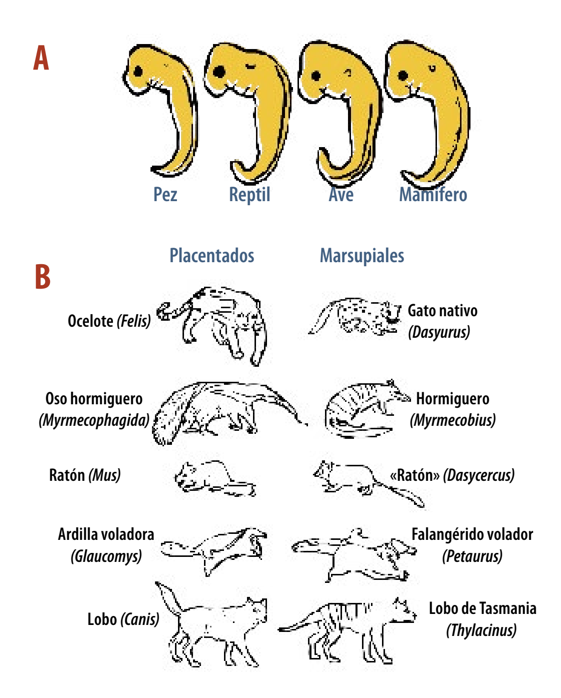


Figura 1-6 Argumentación ontogenética y paralelismo evolutivo

A) Desarrollo embrionario de vertebrados mostrando las similitudes ontogenéticas entre peces, reptiles, aves y mamíferos. **B)** Evolución paralela entre los mamíferos placentados (Eutheria) y los marsupiales (Metatheria) australianos. La iteración de morfologías y adaptaciones similares en ambos grupos indica que los mamíferos comparten rasgos heredados por ancestría común.

por el ambiente, aunque el diseño experimental es controvertido.

De acuerdo a las predicciones de la teoría neutral de evolución molecular *(p. 346)*, las diferencias en la estructura de sus genes y proteínas aumenta linealmente a medida que aumenta la divergencia entre los organismos. Esta es la hipótesis del Reloj Molecular que, como cronómetro molecular, predice que los organismos se agrupan evolutivamente según sus semejanzas moleculares. Las relaciones de parentesco entre los simios indican una mayor proximidad filogenética entre el hombre y el chimpancé y una menor afinidad de ellos con el orangután. De igual modo, los monos son más similares entre sí que con los carnívoros. Por su lado, los animales forman un grupo homogéneo diferente de las plantas. Estos ejemplos señalan que la vida está estructurada en niveles crecientes de divergencia y complejidad. Las relaciones filogenéticas detectadas por electroforesis, por secuencias nucleotídicas y por análisis aminoacídicos, entregan relaciones de parentesco concordantes entre sí. Los recientes análisis comparados, que usan especies cuyos genomas se han secuenciado completamente, han dado apoyo adicional a la hipótesis de monofilia. La reconstrucción del árbol de la vida, mediante marcadores moleculares, muestra que la diversidad orgánica se agrupa en tres dominios.

Otra evidencia genética contundente sobre el origen común de los organismos radica en la universalidad del código genético. Salvo escasas excepciones, todos los organismos comparten el mismo conjunto de codones para codificar los aminoácidos que conforman las proteínas. Si los organismos hubiesen tenido orígenes independientes, se esperaría una gran variedad de códigos genéticos. Asimismo, el análisis de las proteínas de cualquier organismo vivo muestra que sus áminoácidos son de la serie L (levógiros). La existencia exclusiva de series levógiras (existiendo la posibilidad de poseer series dextrógiras) da apoyo adicional al origen común de la vida.

Las bases genético-moleculares de estructuras claves del desarrollo embrionario también apoyan el origen común, al demostrar que organismos muy dispares *(e.g.,* plantas y animales) se construyen con las mismas instrucciones básicas y la misma lógica epigenética. La homología genética tiene una explicación mecanísmica, porque los distintos taxa comparten genes de caja homeótica que son homólogos.

La citogenética también ha dado apoyo a la ancestría común. Las relaciones de parentesco mediante pintura cromosómica comparada señalan que las especies más cercanas exhiben cariotipos mucho más similares que las especies más distantes entre sí.

Con todo, el conjunto de argumentos enumerados es consistente entre sí. El advenimiento de la secuenciación genómica total de organismos ha revelado un notable incremento en la complejización genómica, desde procariontes

a eucariontes, por aumentos del número de genes, de intrones y de elementos genéticos móviles. Los diseños de expresión génica han evolucionado en forma cualitativamente similar, indicando que los genes maestros, responsables del *Bauplan,* han mantenido sus roles en vías similares de organismos morfológicamente dispares. Este conocimiento ha puesto en evidencia la universalidad de las vías regulatorias, la base genética de las homologías morfológicas, y la constancia de los algoritmos epigenéticos que definen los planes estructurales de los organismos. Todo indica que la vida comparte un acervo genético común, cuyo grado de diferencias es directamente proporcional al tiempo de divergencia. Este cúmulo de evidencias son consistentes entre sí y forman las bases empíricas sobre las cuales descansa la teorización evolutiva.

Externalismo versus internalismo

Existen dos formas de conceptualizar la evolución: la perspectiva externa y la interna; también conocidas como *funcionalismo* y *estructuralismo,* respectivamente. El neodarwinismo se alínea con la perspectiva externalizante que visualiza a la materia viviente como formadora de entidades pasivas que requieren un agente ordenador externo. Este marco conceptual resultó de aplicar la mecánica newtoniana al estudio de los organismos vivientes por parte de los preformistas y por el mismo Darwin. Consecuentemente, la explicación mecanicista para el problema de la forma se resume en la metáfora de los *programas genéticos del desarrollo*, en forma de ADN codificado (Fox Keller, 2002).

Desde una perspectiva internalista, la materia viviente es un medio excitable, capaz de autoorganizarse y exhibir un ordenamiento espontáneo debido a la interacción entre diferentes componentes que no requieren de agentes externos. Esta visión antecede al darwinismo en su búsqueda de leyes naturales que gobiernan la organización de la vida. Los organismos son totalidades autopoiéticas cuyas partes son causa y efecto de sí mismas, como lo sostenían Goethe, Cuvier, Owen y otros. Esta visión fue abandonada a principios del siglo XX debido a la dificultad de caracterizar empíricamente la fuerza organizadora interna. Sin embargo, la nueva aproximación matemática y computacional ha permitido el estudio de los sistemas complejos, ofreciendo una visión más amplia y certera de lo que es un ser vivo. El principio de autoorganización y los experimentos de Prigogine *(i.e.,* estructuras disipativas), que señalan la esencia reactiva de la materia en condiciones de desequilibrio termodinámico, son la contraparte de la idea de la materia inerte *(p. 105).*

La lógica de la teoría evolutiva actual concibe a la materia viviente como un agente sin orden, inerte y pasivo, derivado de una mecánica newtoniana (Depew y Weber, 1996). El mecanicismo descansa en un determinismo físico

donde Dios es responsable de las condiciones iniciales. Muchas voces se alzaron en contra de esta idea *(p. 572).* En los albores del pensamiento evolutivo, el preformismo y la epigénesis eran las dos teorías que competían por la comprensión ontogenética de los organismos (Medina, 2000). La epigénesis sostenía que no había estructuras preexistentes y que la aparición de las mismas durante el desarrollo era un fenómeno real *(Figura 1-4).* Pero a falta del agente organizador, se invocaba una fuerza vital (*vis essentialis*) que teñía el vitalismo con desacreditadores halos místicos. Entonces, el asunto oscilaba entre sustancia (¿de qué está hecho?) y el patrón o diseño que conecta (Bateson, 1979). Al enfatizarse la sustancia, el diseño ya no era real ni requería explicación porque, como epifenómeno, quedaba reducido a la sustancia. La visión opuesta, antirreduccionista, mantenía que el diseño no podía reducirse a la sustancia porque las propiedades intrínsecas de los sistemas complejos son irreducibles y se corrompen al analizar sus elementos constituyentes.

El darwinismo niega el ordenamiento estructural y ubica la génesis de la forma en los productos y composición del genoma (Newman y Müller, 2000). De esta idea se desprende la eliminación paulatina de cualquier capacidad generativa de los organismos. La selección natural se convierte en el factor creativo que ordena y dirige el proceso evolutivo. Como resultado, la morfogénesis se redujo escalonadamente a los genes, se excluyó el componente dinámico como principio organizador explicativo, se eliminó la estructura como una entidad real, y se perdió el concepto de organismo, más tarde reclamado por Gould (1980; 2002).

La distinción que hizo Lamarck, al separar lo interno de lo externo, permitió legitimar el discurso biológico al separar lo viviente de lo inorgánico. En este sentido, es un precursor de las ideas internalistas mientras que Darwin es un ícono de la visión externalista. El externalismo de Darwin es además extrapolacionista y su validación se basó en una analogía entre el progreso resultante de aplicar selección artificial en animales domésticos y el supuesto progreso al que tiende la naturaleza (Andrade, 2009). Actualmente sabemos que a diferencia de las especies naturales, si una población mejorada artificialmente se deja evolucionar por sí sola, el logro inicial (el diferencial de selección) no se mantiene, sino que se diluye. Por ello, este argumento darwiniano como evidencia de evolución es objetado mayoritariamente.

La teoría de la selección darwiniana evitaba el vitalismo de Lamarck y también el argumento del diseño, que era el discurso más sólido que usaba la teología natural para sostener la existencia de Dios. Darwin pensaba que había encontrado la forma más simple de explicar la exquisita adaptación de las especies y aceptaba la herencia de los caracteres adquiridos, no porque admirara a Lamarck, sino porque era la idea más común de la época (Gould,

2002). No obstante, hacía hincapié en que la selección natural era el elemento dominante. Al mismo tiempo, la idea de los epigenetistas que veían la herencia como un fenómeno doble (de trasmisión y epigenética), fue reemplazada gradualmente por la visión de la herencia particulada. Baste recordar en este contexto la teoría provisional de la pangénesis de Darwin, que suponía la existencia de gémulas. Pero si los caracteres no se heredan como partículas hacia la línea germinal, ¿cómo se trasmiten de una generación a la otra? Basándose en el hecho de que no hay genes distintos para los dedos, las alas o los ojos, su acción durante el desarrollo debía depender totalmente de su interacción dinámica (Newman, 2002).

Retomando la herencia adquirida, si los organismos van optimizando sus rasgos durante el ciclo de vida, al final todos comparten la misma adecuación biológica. En tal caso, los descendientes deberían producir una progenie similar. Ante esta paradoja, se requería un mecanismo que explicase el diferencial reproductivo propuesto por Darwin. Este mecanismo lo constituyó la herencia. Pero resulta que el desarrollo ontogenético es un componente de la herencia. Entonces, la pregunta sobre el origen de la forma reapareció una vez más. Dado que el programa darwiniano estaba tomando fuerza, el problema parecía resolverse por la selección natural. Para ello, la teoría de Weismann aportó la barrera que resolvía la incongruencia generada por la adhesión a la herencia adquirida. Cabe destacar que la visión lamarckiana nunca fue refutada empíricamente. Solo se objetó como deducción lógica de una teoría del desarrollo que era cuestionada por los hallazgos de Weismann (Gould, 2002). Al final, la doctrina del germoplasma reforzó la influencia de la pangénesis, toda vez que mantuvo la idea de que la forma estaba contenida en las gémulas. Entonces la selección natural se convirtió en el factor creativo de la evolución y simultáneamente proveyó la explicación mecanicista al problema de la forma. Esta amalgama, que es la base del neodarwinismo, aun desconocía dónde se almacenaba la información particulada que generaba los organismos. Más tarde, el descubrimiento de la estructura del ADN sirvió para usarla como el lugar donde residen las partículas responsables de la forma. No obstante, para Driesch, quien había obtenido erizos de mar completos a partir de blastómeras separadas en las primeras etapas de la blastulación, la autorregulación observada no podía explicarse en términos mecanicistas solamente. A partir de esa autonomía epigenética surgió el concepto de entelequia, igualmente cargado de halos místicos porque lleva implícita una acción que tiende por sí misma a su fin.

Capítulo 2

Historia Planetaria y Vida Primigenia



El **Origen de las Especies** se refiere al devenir de los organismos ya formados luego de millones de años de evolución. Los ejemplos que usó Darwin para ilustrar sus ideas (palomas, iguanas, tortugas, etc.) muestran modificaciones atribuidas a selección natural o artificial, pero no explican el origen de la complejidad biológica partir de sus componentes inorgánicos elementales. El origen de la vida fue una pregunta ajena a Darwin, quien la esquivó al subrayar que difícilmente podría preocuparnos más el origen de la vida que saber cómo un nervio se hace sensible a la luz.

El origen de la vida está envuelto en una bruma de misterio porque tradicionalmente se la ha considerado una pregunta metafísica, propia de la filosofía más que de la biología. Se supone que las condiciones atmosféricas iniciales, que permitieron su cristalización, eran elementales y consistían de vapor de agua, nitrógeno, dióxido/monóxido de carbono y trazas de hidrógeno. Prácticamente no había oxígeno libre y las temperaturas excesivamente altas habrían formaron vapor de agua. Con el tiempo la tierra se habría enfriado, el vapor se habría condensado en agua líquida y se habría posibilitado la vida. Actualmente se sostiene que el agua no tuvo origen en el planeta, sino que llegó como hielo, por lluvia de meteoritos transportadores. Al parecer, las moléculas orgánicas iniciales tenían cierta capacidad autorreplicativa que les permitió perpetuarse.

Historia de la vida en la Tierra y el registro fósil

La historia de la Tierra se estima en 4.600 Ma, dividida en dos eones: Precámbrico y Fanerozoico. El Precámbrico comprende aproximadamente el 87% del tiempo geológico y dura unos 4.000 Ma. De estos, los primeros 1.000 Ma son un total misterio porque no existen trazas de ningún tipo de vida en la tierra. Los 3.000 Ma siguientes muestran evidencias de microorganismos, posiblemente quimiotróficos, debido a que la atmósfera aun no era oxidante.

Datos recientes a partir de chimeneas hidrotérmicas muy antiguas indican que ciertos microorganismos fosilizados habrían aparecido hace 3.770 Ma y posiblemente 4.280 Ma (Dodd y cols., 2017).

Un vestigio muy particular y antiguo de la vida son ciertos sedimentos de carbonato atrapados por algas microscópicas, llamados estromatolitos. Estas formaciones fueron comunes en el Precámbrico, pero disminuyeron durante el Ordovícico, quedando relegados a ambientes marginales, hipersalinos *(Tabla 2-2).*

Fósiles y la explosión del Cámbrico

El registro fósil no es un despliegue completo y acabado de la historia de la vida en la tierra. Para que ocurra fosilización deben darse condiciones climáticas apropiadas: que el organismo a fosilizar esté presente en el área y que posea estructuras mineralizables. El hueso, por ejemplo, es fácilmente fosilizable, pero no así las partes blandas. Esta situación determina que la historia se reconstruya tomando trazas de distintos individuos fosilizados en diferentes lugares y armando puzles biológicos. Los primeros fósiles macroscópicos tenían exoesqueletos de carbonato de calcio que seguramente servían para proteger los órganos internos. También servían como armadura frente a los predadores y como receptáculo de exceso de minerales. Estas caparazones también acumulaban ciertos minerales escasos, como el fosfato de calcio. Recuérdese que el fosfato es escaso en la naturaleza, pero es esencial para el metabolismo *(e.g.,* ATP) y la composición de los ácidos nucleicos.

La historia de la vida macroscópica, documentada por un registro fósil detallado, ejemplifica su diversificación en la Tierra desde la explosión del Cámbrico, mostrando la invasión de la tierra por las plantas vasculares, insectos y vertebrados y la radiación de los mamíferos. La aparición de estas novedades morfológicas ha sido un tema recurrente en evolución. La síntesis neodarwiniana sostiene que la historia de la vida se representa por radiaciones adaptativas guiadas principalmente por las oportunidades ecológicas más bien que por el desarrollo de los organismos. Además, sostiene que la tasa de

divergencia morfológica inter phyla fue más rápida al principio, para luego desacelerarse a medida que las oportunidades ecológicas fueron declinando. Como veremos a continuación, estas aserciones han sido cuestionadas por los mismos fósiles, sugiriendo una visión diferente.

Al conocerse la diversidad animal de la explosión del Cámbrico, Darwin argumentó que la ilusión de este evento se debía a un registro fósil incompleto y que el eventual descubrimiento de rocas más antiguas y fósiles bien preservados permitirían reconstruir el registro gradual al encontrarse los ancestros de esos taxa. No obstante, los hallazgos de Burgess Shale (Canadá) y Ediacara (Australia) han continuado expandiendo la disparidad morfológica y corroborando el origen abrupto de los clados bilaterados (Erwin y cols., 2011). Las rocas del Período Ediacara muestran una gran variedad de microfósiles interpretados como huevos y embriones de metazoos. Pero en el Neoproterozoico (1.800-1.400 Ma) se ha identificado a muchos protistas fósiles, con similitudes a las algas verdes, amebozoos, etc. En Gabón (África Central) se ha recobrado fósiles de organismos multicelulares macroscópicos de 2.100 Ma de antigüedad.

Al comienzo del Cámbrico aparecen trazas de *Treptipchnus pedum*, el primer animal bilateral con capacidad de excavar horizontal y verticalmente. Los primeros fósiles con exoesqueleto aparecen al final de Ediacara y la primera aparición de placas, espinas, conchas y otros elementos esqueléticos, afines a los bilaterios, aparecen durante el Fortunio (Cámbrico, hace 541 a 530 Ma). Estos restos valvados miden aproximadamente 2 mm, pero revelan una fauna de considerable disparidad morfológica y filogenética, similares a los Lophotrochozoa actuales. Durante el estadio III del Cámbrico aparecen los ecdisozoos y deuterostomios biomineralizados. Este conjunto de animales valvados tiene su contraparte en los fósiles de cuerpo blando preservados excepcionalmente en la fauna cámbrica de China, Groenlandia, Australia, y Canadá. Por lo tanto, el registro fósil sigue teniendo un origen abrupto y despliega prácticamente todos los phyla de metazoos y clados extintos que ostentan una disparidad morfológica equivalente a la inicial. Curiosamente, desde el Paleozoico en adelante casi no se han agregado nuevas clases ni phyla.

Para separar el origen evolutivo de estos taxa, respecto del primer registro geológico, se han usado relojes moleculares robustos (Erwin y cols., 2011). Estas estimaciones sugieren que el origen y diversificación de los animales ocurrió durante el período Criogénico y la aparición del último ancestro habría acaecido alrededor de los 800 Ma. Respecto de los linajes basales (que condujeron a los phyla actuales) habrían evolucionados al final de Ediacara, hace unos 541 Ma. Es interesante que tanto los phyla con buen registro (moluscos, equinodermos) o mal representados (nemertinos, nemátodos), aparecen en-

tre el final de Ediacara y el final del Cámbrico. La divergencia más antigua (estimada a partir de las Demosponjas y los Cnidaria) se habría producido alrededor de los 700 Ma y equivale en magnitud a aquella existente entre protostomios y deuterostomios. En el Ediacara tardío (580 Ma) aparecen numerosos taxa eucariontes, incluyendo organismos multicelulares de desarrollo complejo. La posición de los Ctenóforos permanece incierta pero la información genómica confirma la relación de hermandad entre Cnidaria-Bilateria, con los Placozoa (Knoll, 2011).

Podemos decir que la diversificación inicial de los animales generó nuevas formas del desarrollo y también innovaciones en las tramas ecológicas. La información compilada a partir de los patrones de diversificación molecular y fósil comparados, más la información de las estrategias alimentarias, indica que los clados animales divergieron varias decenas de Ma antes de su primer registro fósil. Es decir, existió un amplio lapso macroevolutivo entre la consolidación de la caja de herramientas homeóticas en el Criogénico (alrededor de unos 850-635 Ma) y el éxito ecológico tardío representado por Ediacara y la explosión del Cámbrico. Este lapso macroevolutivo es similar en la evolución vegetal (Knoll, 2011).

Con relación a la morfología, la secuenciación de genomas completos de docenas de metazoos ha permitido establecer que cualquier animal requiere alrededor de 20.000 genes codificantes para proteínas a fin de producir una arquitectura morfológica esencial. Además, este repertorio que incluye los genes del desarrollo es muy conservado en los metazoos e incluso se encuentra hoy en los opistokontes unicelulares. La distribución de genes en los organismos actuales implica que la caja de herramientas evolucionó en un patrón de dos pasos: una diversificación inicial en la base de los metazoos (antes de su separación de las esponjas y cnidarios), y una pronunciada expansión en algunas familias en la base de los eumetazoos, durante el Criogénico tardío. De tal modo, el ancestro común de los metazoos probablemente era un animal complejo con toda su batería de genes codificantes, exceptuando los complejos *Hox*.

Las estimaciones de divergencia entre las demosponjas y los Cnidaria sugieren una separación hace 700 Ma. El registro fósil del Neoproterozoico señala que estos animales se habían originado en el Ediacara, incluyendo los primeros ejemplos de metazoos multicelulares bilaterados. La macrofauna de este período se agrupa en seis clados independientes, altamente dispares. Estos nuevos datos contrastan con la visión previa, que agrupaba toda la fauna en un solo gran linaje extinto. Teniendo en consideración las similitudes alimentarias entre las esponjas y los coanoflagelados, se supone que el ancestro común de los metazoos se alimentaba de microfauna en suspensión,

independiente de si las esponjas son monofiléticas o no. Los Cnidaria (y el origen de los Cnidocitos) son predadores del Criogénico tardío (687 Ma). Pero el lapso de 150 Ma entre Cnidaria y los pancrustáceos aun no está resuelto. El ancestro común de los deuterostomios probablemente era un filtrador que usaba las hendiduras branquiales para tales fines, como en los cordados, equinodermos y hemicordados ancestrales. Se supone que la estrategia carnívora, metabólicamente costosa, se habría originado una vez que se aumentó la concentración de oxígeno en el mar.

La aparición geológicamente súbita de fauna macroscópica en el registro fósil está datada en aproximadamente 570 Ma y se conoce como Explosión del Cámbrico. Efectivamente, en solo 40 Ma se observa un despliegue impresionante de organismos extraños, de aspecto fantasmal y naturaleza quimérica, como lo atestiguan las faunas de Ediacara (Australia) y Burgess Shale (Columbia Británica, Canadá). Durante el Cámbrico se originó prácticamente toda la diversidad de phyla conocidos hoy día. Más aun, ciertos taxa animales no tienen ninguna relación con las formas conocidas actualmente, de modo que la disparidad morfológica de entonces parece haber sido mayor que la del presente. La aparición de túneles, posiblemente hechos por animales con aspecto de gusanos, sugiere fuertemente la evolución de una cavidad interna (celoma) que habría servido para la locomoción y la alimentación.

La extinción, así como la persistencia actual de muchos planes corporales (que no se diferencian mayormente de aquellos ya extintos), se atribuye a contingencia ambiental y no a que unos hayan sido selectivamente superiores a otros (Gould, 1989). Con la aparición de esta fauna multicelular, dispar y anatómicamente compleja se abre un nuevo capítulo de la saga evolutiva inicial: el Eón Fanerozoico, que se extiende hasta nuestros días *(Figura 2-1).*

La disparidad organísmica del Cámbrico no tiene una explicación bien fundamentada *(pp 567-572).* Se piensa que pudo haber sido inducida por interacciones no-lineales de la geosfera-biosfera. Asimismo, ciertas perturbaciones externas como la disgregación continental también pudieron haber tenido efectos detonantes en la aparición de la vida multicelular (Lenton y von Bloh, 2001). Al respecto, durante al Proterozoico tardío (650 Ma), todos los continentes estaban unidos en lo que era Rodinia, aunque este no fue el primer evento del ciclo de fusión-disgregación del supercontinente. Sumado a ello, los sucesivos ciclos de transgresiones marinas habrían formado mares epicontinentales, en donde se podían refugiar formas de vida bentónica y planctónica que, posiblemente, eran predadas debido a la homogeneidad del hábitat. Se argumenta, además, que el aumento del oxígeno atmosférico podría haber sido el principal factor ambiental detonante, pero no existen datos. Se especula que cuando el oxígeno atmosférico alcanzó gradualmente

una concentración de 5%, alrededor del límite Precámbrico-Cámbrico, se habría detonado la diversificación documentada en los estratos fósiles de Chengjiang (China), Doushantuo, Ediacara y Burgess Shale. Teniendo en consideración que los microorganismos hacían fotosíntesis, el aumento de oxígeno atmosférico habría acelerado la evolución. Pero la relación entre los factores externos y los mecanismos genómicos que iniciaron la disparidad morfofisiológica, sigue sin entenderse.

Burgess Shale

La fauna macroscópica de Burgess Shale contiene animales de cuerpo blando, muy bien preservados, de mediados del Cámbrico. Su excelente preservación se atribuye a que vivían en fondos con poco oxígeno donde la constitución arenosa facilitaba un rápido enterramiento. El descubrimiento de esta fauna por Sir Charles Walcott, pasó desapercibido porque los organismos fueron identificados en base a sus semejanzas con lo conocido hasta principios del siglo XX (Gould, 1989**.** Estudios posteriores corrigieron ese sesgo, poniendo en evidencia que muchos de esos fósiles eran animales peculiares, con planes corporales que correspondían a phyla o clases extintas *(Tabla 2-1).* Este sitio (ubicado en las Montañas Rocosas de la Columbia Británica, en Canadá) constituye uno de los más espectaculares hallazgos fosilíferos, de mediados del Cámbrico, hace unos 505 Ma. Allí se preservan con exquisito detalle hasta los filamentos branquiales de los trilobites y de otros animales

Nombre	Status inicial	Status revisado
Marella	Relacionado con trilobites	Artrópodo único
Yohoia y *Odaraia*	Crustáceo branquiópodo	Artrópodo único
Sidneia y *Leanchoilia*	Crustáceo branquiópodo	Artrópodo único
Opabinia	Crustáceo branquiópodo	Nuevo phylum
Nectoraris	Desconocido	Nuevo phylum
Odontogryphus	Desconocido	Nuevo phylum
Dinomischus	Desconocido	Nuevo phylum
Amiskwia	Gusano quetognato	Nuevo phylum
Hallucigenia	Gusano poliqueto	Nuevo phylum
Wiwaxia	Gusano poliqueto	Nuevo phylum
Anomalocaris	Crustáceo branquiópodo	Nuevo phylum
Lagaea y *Peyoia*	Pepino de mar	Boca de *Anomalocaris*

Tabla 2-1 Resumen de algunos cambios taxonómicos en la fauna de Burgess Shale
La revisión de estos fósiles demostró que muchos organismos, identificados como pertenecientes a un phylum conocido, corresponden a uno nuevo *(tomado de Gould, 1989).*

con exoesqueletos, tegumentos o cubiertas duras. La fauna fue descubierta en 1909 e inicialmente se identificó como una colección de organismos ancestrales que dieron origen a la fauna actual en forma gradual y continua. Por lo tanto, muchos organismos o sus partes fueron identificados como pertenecientes a algún phylum o Clase conocida. Debía hacerse calzar el hallazgo con el modelo evolutivo de la época. Posteriormente, en 1971 se reexaminaron estos organismos y se obtuvo una visión radicalmente diferente no solamente de Burgess Shale, sino de la historia de la vida en la tierra (Gould, 1989). En efecto, los planes corporales (*Bauplan*) eran complejos, extraordinariamente dispares en su anatomía y únicos en sus diseños *(Figura 2-1).* El hecho de que la explosión del Cámbrico se haya producido en una ventana temporal de solo 40 Ma ha puesto en jaque la presunción de gradualidad. Nótese que actualmente reconocemos unos 32 phyla animales y en Burgess Shale aparecen entre 15 a 20 tipos de organismos tan diferentes que debieran asignarse a phyla separados *(Tabla 2-1).* Luego de su revisión actual, algunos de estos fósiles extraordinarios son:

Marella splendens: es el artrópodo más común de Burgess Shale *(Figura 2-1).* Tiene un par de antenas y dos pares de espinas en una suerte de escudo

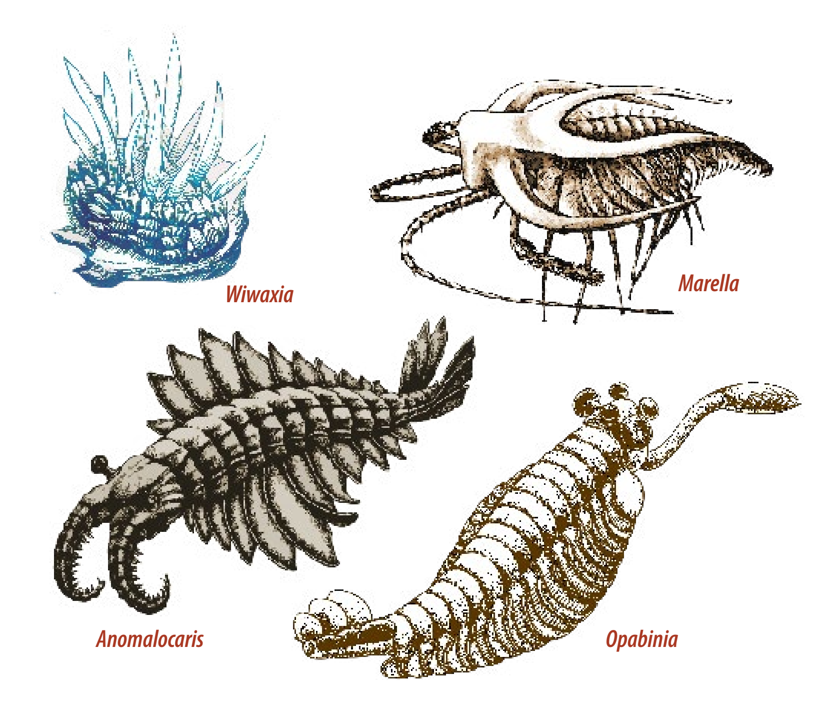


Figura 2-1 Reconstrucción de algunos representantes de la fauna de Burgess Shale
(Adaptados de fuentes electrónicas en http://i1040.photobucket.com y http://www.as.wvu.edu)

frontal. El segundo par de espinas está dirigido hacia atrás y cubre prácticamente todo el organismo. Inicialmente se creía que era un trilobite. Pero sus extremidades, branquias y apéndices cefálicos descartaron esa adscripción; incluso que fuese un crustáceo o un quelicerado. Actualmente se acepta como un grupo basal de artrópodos carroñeros que habitaban el fondo de lagos y océanos.

Yohoia tenuis: tiene cuerpo alargado, cabeza simple, sin espinas ni excrecencias. No tiene antena y su cuerpo es bilateralmente segmentado. Este animal no es el precursor de alguna rareza sino un organismo compuesto por una mezcla de caracteres ancestrales y derivados.

Opabinia regalis: tiene cinco ojos dorsales, un apéndice como boquilla o manguera dentada no retráctil, cuerpo segmentado, branquias y una cola con dos prolongaciones laterales *(Figura 2-1).* Sin embargo no es un artrópodo y no encaja en ningún grupo moderno. Al igual que *Marella* y *Yohoia, Opabinia*, *Kerygmachela* y posiblemente *Anomalocaris,* pertenecen al clado basal de los artrópodos, previo a la formación de los apéndices birrámeos con cutícula endurecida, como los *Chelicerata, Crustacea* y *Trilobita.* El descubrimiento de nuevas faunas fósiles del Cámbrico y del Ordovícico han permitido reasignar *Opabinia* como un anomalocárido, en la línea que conduce a los artrópodos vivientes (Briggs, 2015).

Nectocaris pteryx: es un animal enigmático que por la parte anterior parece un artrópodo, pero en la parte posterior semeja un cordado con aletas. La cabeza lleva dos pares de apéndices y un par de ojos grandes. La parte posterior del cuerpo está cerrada por un escudo oval aplanado, posiblemente de dos valvas. Este animal es descrito como una quimera y luce como tal.

Dinomischus isolatus: a diferencia de los animales anteriores que eran bilateralmente simétricos, este representa un nuevo diseño funcional por ser sésil, de simetría radiada y equipado para alimentarse de todas direcciones, como los Crinoideos pedunculados de hoy día. La boca y el ano se abrían hacia arriba del cáliz.

Hallucigenia sparsa: es bilateralmente simétrica y lleva un conjunto de espinas repetidas, semejando algunos diseños anatómicos de otros phyla. Su asignación taxonómica es incierta. Su cuerpo cilíndrico, de unos 5 cm, está compuesto de siete pares de espinas no articuladas y siete tentáculos dorsales cuyos movimientos supuestamente se coordinaban con las espinas. Tiene una cabeza bulbosa, identificada como tal por consenso *(Figura 2-2).* Se especula que podría haber sido un filtrador/succionador. Sin embargo, un análisis reciente lo adscribe al grupo basal de los onicóforos. En efecto, los tardígrados, los artrópodos y los onicóforos, evolucionaron desde los lobópodos espinosos, al igual que los hallucigénidos. Los lobópodos son animales

vermiformes con extremidades blandas y alimentación fundamentalmente compuesta de detritos en suspensión (Caron y Aria, 2017).

Respecto a *H. Sparsa,* su cabeza es elongada, con un par de ojos simples, una cámara bucal terminal con una disposición radial de elementos esclerotizados, y una garganta diferenciada cubierta de dientes aciculares. Los elementos radiales faríngeos se asemejan a los elementos homólogos encontrado en los tardígrados y los gusanos cicloneuralianos. Los resultados filogenéticos sugieren que estas estructuras son características de los artrópodos ancestrales y representan una sinapomorfía anatómica para el controvertido grupo de los Ecdysozoa (Smith y Caron, 2015). La descripción de *Collinsium ciliosum*, un onicóforo blindado del Cámbrico temprano de China, ha ampliado el espectro de disparidad morfológica del grupo, por sus extremidades complejas y sus espinas dorsales biomineralizadas, similares a las de *Hallucigenia* (Yang y cols., 2015).

Wiwaxia taijiangensis/corrugata: esta criatura ovalada y aplanada de 3-5 cm tiene el dorso cubierto con placas y espinas (escleritos/escamas) y aspecto de babosa *(Figura 2-1).* No tiene quetas, apéndices o segmentación. Por lo tanto no es ni un artrópodo ni un anélido. A lo mejor está cercano a los moluscos poliplacóforos o aplacóforos, si es que su estructura bucal posee algo similar a una rádula. Una segunda revisión ha concluido que *Wiwaxia corrugata* pertenece al nuevo Phylum Procoelomata, unos protostomios extintos, más complejos que los Lophotrochozoa. Estos animales habrían radiado hacia diferentes formas de alimentación y locomoción, generando una serie de paralelismos *(i.e.,* braquiópodos, insectos, crustáceos, moluscos y deuterostomios) ya presentes en la explosión del Cámbrico (Bergström, 1989).

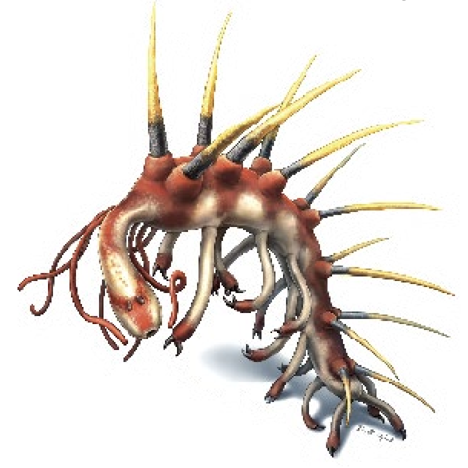


Figura 2-2 Reconstrucción de *Hallucigenia sparsa* *(ilustración tomada de Smith y Caron, 2015).*

Anomalocaris canadensis (langostino anómalo): en su parte posterior parece un langostino, con cuerpo de artrópodo y una caparazón con dos valvas *(Figura 2-1)*. Su cabeza es oval y lleva un par de ojos pedunculados en posición posterodorsal; su boca es circular. Originalmente se había identificado como una medusa (*Peytoia*). Carecía de apéndices corporales pareados y su cuerpo sugiere que no reptaba sino que nadaba. La peculiaridad de su boca circular, parecida a la ventosa de las lampreas, lo diferencia de todos los artrópodos actuales. Los apéndices de alimentación parecen seguir el plan corporal de un artrópodo, pero el resto del cuerpo no presenta ninguna afinidad con este phylum. Constituye un phylum desconocido. Destaca por su anatomía quimérica con aspecto de ente de pesadilla. Era el tiranosaurio marino, un predador formidable de 60 a 90 cm de largo.

Marria walcotti: este extraño animal fue descrito en 1931 como un nuevo crustáceo de Burgess Shale. Curiosamente, Gould (1989) no lo menciona en su libro ni tampoco aparece citado en otras publicaciones. En el artículo original, Ruedemann (1931) expresa que no hay ningún fósil de crustáceo que se le parezca *(Figura 2-3)*. Su cuerpo es pequeño (7,5 mm de largo y 3,5 mm de ancho) y segmentado, con grandes brazos articulados desde donde salen ramas laterales. Su rasgo más importante son dos pares de inmensos apéndices natatorios que se proyectan desde los lados anterolaterales de la cabeza. Son fundamentalmente birrámeos y se subdividen en filamentos secundarios con setas a cada lado. El segundo par de apéndices es aun más grande y pudiese representar un segundo par de antenas o el pie mandibular de una *nauplius*. Este segundo par tiene un desarrollo similar al de los crustáceos y lo asemeja a un copépodo ancestral. Su determinación es incierta porque no tiene pre-



Figura 2-3 Similitud morfológica entre una larva *nauplius* actual y el enigmático adulto fósil de Burgess Shale, *Marria walcotti*.*

---

* Ilustración adaptada de https://www.google.cl/search?q=marria+walcotti&espv=2&biw=1093&bih=474&source=lnms&tbm=isch&sa=X&ved=0ahUKEwjDqPz6no3NAhUMQCYKHXbRAjoQ_AUIBigB.

servadas las maxilas, las mandíbulas y algunas subdivisiones del cuerpo.

Los fósiles de Burgess Shale –con su aparición brusca, macroscópica y extraordinariamente dispar– desafían las presunciones de gradualidad. Muchos de los experimentos biológicos representados por estos animales extraños se cree que corresponden a la interfase entre dos morfologías convergentes. Este sitio representa un paradigma de radiación adaptativa que pone a prueba los modelos estándar que enfatizan la diversificación a partir de un supuesto clado único. El neodarwinismo, en rigor, no puede explicar la naturaleza polifilética del evento Burgess Shale, su disparidad morfológica, su amplitud ecológica, ni su duración.

Bajo el modelo estándar, las esponjas filtradoras (que remueven bacterias y materia orgánica disuelta) habrían dado paso a los bilaterios cavadores, a la evolución del zooplancton y finalmente a la predación. Esta *ingeniería ecológica* habría ido modificando las condiciones físicas y químicas del ambiente. Se habría producido un aumento sustancial del carbón en los sedimentos y de oxígeno en el agua, afectando así el flujo de energía y de nutrientes a través de la red de especies. Esta explicación constituye una narrativa pintoresca de historia natural, cuya médula científica es epistemológicamente somera.

La explicación tradicional para la radiación adaptativa del Cámbrico es preferencialmente ecológica, ajustándose al lamarckismo con todas sus letras. La aparición de las partes esqueléticas duras serían la expresión más clara de evolución para protegerse de los predadores armados con garras y pinzas (Conway Morris, 2000). Es decir, la necesidad creó al órgano. Frente al por qué de la disparidad faunística explosiva de Burgess Shale, Gould (1989) esgrime la hipótesis de la *vacuidad ecológica* (léase *nichos vacíos*). Este razonamiento es igualmente lamarckiano al recurrir al ambiente que, colmado de oportunidades para explorarlo en distintas formas, facilita, gatilla y dirige el proceso. El giro conceptual –al usar en vez de lamarckismo el concepto de ecología/vacuidad ecológica–, es una metonimia o trasnominación semántica del neodarwinismo. Lo que hace es designar una idea o concepto con el nombre de otra, sirviéndose de la relación semántica entre ecología y ambiente.

Como la mayoría de los phyla de Burgess Shale se extinguieron luego de la explosión del Cámbrico, se esgrimen dos tipos de hipótesis. La *adaptativa* sostiene que su adecuación/diseño fue incompatible con el sinnúmero de contingencias ambientales que enfrentaron. La hipótesis *aleatoria* sostiene que sucumbieron frente al catastrófico resultado de las extinciones masivas que registra la historia de la vida en la tierra, independiente de su adecuación biológica. Para el neodarwinismo, estos procesos macroevolutivos han resultado por selección dentro de líneas filéticas determinadas, haciendo oídos

sordos a la imposibilidad de generar gradualmente estructuras complejas a partir de mutaciones individuales. A todas luces, el drama intelectual que representa Burgess Shale trasciende las presunciones de la teoría sintética. El conjunto de datos y las disparidades entre los organismos son incontrovertibles y, por ser más trascendentes que cualquier otro hallazgo, requieren *una nueva interpretación de la historia de la vida* (Gould, 1989). Esa reinterpretación podría estar más cerca de lo pensado si se analizasen seriamente otras alternativas que cuestionen la doctrina de descendencia con modificación, como la hipótesis de hibridización de linajes y su consecuente complementación genómica (Williamson, 2009). No se trata de encontrar nuevos fósiles, sino de poner a prueba las aserciones dadas por sentadas. Los estudios filogenéticos no han podido entregar respuestas satisfactorias luego de 150 años de indagación. La hibridización podría ser la clave que subyace al (hasta ahora controvertido) origen de las larvas *(pp 442-451)*, a la incomprendida evolución de la forma animal y a la paradoja de sus ciclos vitales.

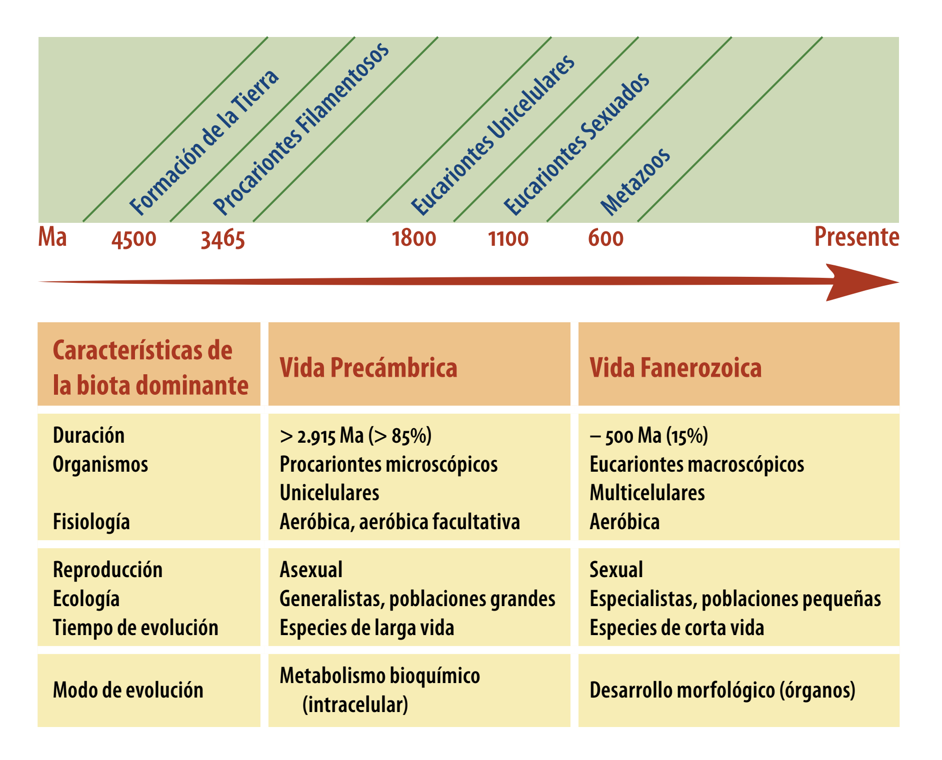
Otro depósito de fauna macroscópica muy antigua es la formación de Chengjiang (provincia de Yunnan, China). Contiene restos fósiles tan peculiares como los de Burgess Shale, asociados a la formación Heilinpu, de principios del Cámbrico (525 Ma). Este depósito impresiona por la enorme variación de diseños en torno a un mismo plan arquitectural. Destaca entre ellos el hallazgo de *Haikouella lanceolata,* el ancestro vertebrado más antiguo que se conoce. Su aspecto señala claramente la ausencia de mandíbulas, propia de los primeros cordados, como se observa en las lampreas actuales.

Otro ejemplo de vida cámbrica lo constituye la fauna de Ediacara. Estos fósiles corresponden a organismos de cuerpo blando, preservados como impresiones en rocas sedimentarias o limos, en varios continentes. Uno de los períodos más estudiados es el Vendiano, cuya fauna tiene ciertas afiliaciones con la del Fanerozoico. Se especula que estos organismos habrían tenido una forma de vida similar a las plantas, por lo que se denominan *Jardín de Ediacara.* Los fósiles aquí encontrados tienen simetría radiada y bilateral, con estructuras diferenciadas y diversas variantes de un mismo plan arquitectural. Su morfología sugiere que eran organismos filtradores que se alimentaban pasivamente. En cambio, los de Burgess Shale, aparte de alimentarse de sustancias depositadas o suspendidas en el mar, capturaban activamente sus presas.

Al comparar globalmente la fauna precámbrica y la fanerozoica, se observa que la primera se compone de especies que se reproducían asexualmente ***(Figura 2-4)*.** La sexualidad es una innovación evolutiva que simultáneamente representa una paradoja, si se interpreta adaptativamente. ¿Por qué habría sido ventajoso que la selección impulsase un proceso que en vez de trasmitir el 100% de sus genes (= bipartición) trasmitiese solo la mitad a la descenden-

cia, debido a singamia y reducción meiótica? A menudo se dice que el origen del sexo se debió a que aumenta la variabilidad genética para seguir evolucionando. Pero ese argumento hace alusión a las consecuencias de la meiosis, más que a las causas iniciales *(pp 567-573)*.

La biota precámbrica era supuestamente generalista del hábitat y sus representantes vivían en grandes poblaciones, con ciclos vitales muy cortos. Su modo de evolución supuestamente enfatizaba el metabolismo bioquímico intracelular, como en las bacterias. En contraste con esta biota inicial, la del fanerozoico es multicelular y más especializada. Sus especies tienen ciclos vitales más largos, sus poblaciones son numéricamente más reducidas. Las especies del fanerozoico son mayoritariamente de reproducción sexual y su evolución se centra primordialmente en el desarrollo epigenético, no en el metabolismo (Wilkins, 2002).



Características de la biota dominante	Vida Precámbrica	Vida Fanerozoica
Duración Organismos Fisiología	> 2.915 Ma (> 85%) Procariontes microscópicos Unicelulares Aeróbica, aeróbica facultativa	– 500 Ma (15%) Eucariontes macroscópicos Multicelulares Aeróbica
Reproducción Ecología Tiempo de evolución	Asexual Generalistas, poblaciones grandes Especies de larga vida	Sexual Especialistas, poblaciones pequeñas Especies de corta vida
Modo de evolución	Metabolismo bioquímico (intracelular)	Desarrollo morfológico (órganos)

Figura 2-4 Comparación entre la fauna cámbrica y precámbrica
Escala de tiempo y diferencias fundamentales (duración, fisiología y reproducción) entre la vida fanerozoica y la precámbrica.

Colonización del ambiente terrestre

La evolución de los vegetales es de larga data y variedad morfológica. Su radiación hacia plantas vasculares sin semillas tiene registro desde el Silúrico, aunque el gran despliegue se produjo en el Carbonífero *(Tabla 2-2).* Durante el Mesozoico, las plantas sin flores fueron dominantes. En este mismo periodo, los dinosaurios alcanzaron tamaños sin precedente, mientras que los mamíferos eran criaturas insignificantes en tamaño y rol ecológico. Las angiospermas aparecen súbitamente en el registro fósil del Jurásico, entre 200 y 150 Ma. A comienzos del Cenozoico se produce su radiación explosiva. Su rápido dominio en el registro fósil es considerado un *misterio abominable*, como la explosión del Cámbrico. Las angiospermas son plantas con flores que hoy dominan la biota terrestre con sus 300.000 a 400.000 especies. La complejización de las angiospermas se produjo en los últimos 100 Ma y su origen se postula a partir de los helechos con semillas, del Jurásico. Se argumenta que habrían ocurrido tres transiciones fundamentales en la diversificación del grupo. La primera sería la evolución del carpelo. La segunda transición sería la emergencia de fertilización doble, mientras que la tercera habría sido el origen de las flores (De Bodt y cols., 2005). La mayoría de los linajes actuales evolucionaron hace 50 Ma y se postula que su radiación explosiva se debió a un evento coevolutivo, percutido por la diversificación de los insectos, principalmente los polinizadores (Crepet, 2000). En efecto, dos tercios de las angiospermas son polinizadas por insectos. Curiosamente, una serie de diseños morfológicos florales están directamente implicados en la polinización por insectos (simetría bilateral de las flores, tubos en la corola, pétalos con garras, nectarios, anteras modificadas, etc.). La hipótesis de coevolución para explicar la radiación de las angiospermas no tiene apoyo empírico y más bien constituye una hipótesis *ad hoc*.

La radiación de las angiospermas dio origen a un grupo con carpelos cerrados y flores radialmente simétricas. Otro grupo originó flores bilaterales y un tercero dio origen a grandes frutos, bayas y semillas nutritivas (Dilcher, 2000). Para contextualizar estos eventos con los de evolución zoológica, es pertinente recalcar que la radiación de los reptiles ocurrió con posterioridad a la aparición de las plantas vasculares terrestres, en el Devónico. En seguida, durante el Carbonífero, se formaron grandes bosques y al final del período se produce la radiación de los insectos. La dispersión de frutos por parte de los mamíferos y la aparición de diversas adaptaciones morfológicas son factores adicionales que se esgrimen como importantes en la radiación adaptativa de las plantas con flores.

Otro aspecto notable en la evolución de las angiospermas han sido los epi-

sodios de duplicación genómica (poliploidía) asociados a su diversificación. Por ejemplo, la planta modelo *Arabidopsis thaliana* muestra que su genoma (o el de sus ancestros) se ha duplicado tres veces (3R) durante los últimos 250 Ma. Estudios moleculares recientes señalan que esta especie ha experimentado una retención preferencial de los genes del desarrollo y de aquellos involucrados tanto en la transducción de señales como en la regulación transcripcional. Estas modificaciones genómicas habrían introducido variación genotípica y aumentado la complejidad de las vías epigenéticas, de modo que su redundancia génica derivada de la poliploidía estaría relacionada con las novedades evolutivas que posibilitaron la rápida diversificación del grupo (De Bodt y cols., 2005).

El contexto histórico de la evolución de los cordados

La evolución de los animales es también vasta y compleja. Una breve reseña de los principales eventos que dicen relación con la evolución de los vertebrados servirá para ejemplificar su trayectoria evolutiva *(Tabla 2-2).* Los vertebrados más antiguos son los Agnatha (sin mandíbula), cuyos fósiles se encuentran desde el período Ordovícico (500-440 Ma) y son comunes en el Silúrico (440-400 Ma). Sus escamas fosilizadas, conocidas desde el Cámbrico, le valieron el nombre de ostracodermos pues les daba aspecto de animales acorazados. Su apariencia peculiar la daban sus aletas impares y su forma de filtrar el agua por contracciones musculares. Medían desde unos pocos centímetros hasta medio metro.

Al final del Silúrico se inicia una nueva etapa en la evolución de los peces, cuando aparecen las formas mandibuladas (Gnatostomata). Las mandíbulas se derivan de un par de arcos branquiales que inicialmente sostenían las agallas. Durante el Devónico (400-350 Ma) se produce la radiación adaptativa de los peces mandibulados, mientras la de los ostracodermos disminuye hasta su extinción, al final del período Devónico. Los ciclóstomos y las lampreas actuales representan dos linajes descendientes de ellos.

Actualmente, la biología del desarrollo *(Capítulo 13)* sugiere que la condición mandibulada se originó por la expresión de genes *Hox* en el arco mandibular, de modo que la desaparición de las mismas puede explicarse mediante expresión ectópica (Cohn, 2002).

Los Placodermos constituyen otra rama de peces, que aparecieron en el Silúrico, radiaron en el Devónico y se extinguieron al final del Pérmico. Desarrollaron armaduras externas menos gruesas que los ostracodermos, tenían aletas pareadas y probablemente eran mejores nadadores. Los acantodia-

nos eran Placodermos con escamas como los peces modernos. Sus ancestros dieron origen a los dos grandes grupos de peces: los Chondrichthyes, que no forman huesos sino más bien cartílagos, tienen un espiráculo y fertilización interna *(e.g.,* tiburones, rayas, etc.). El otro grupo, los Osteichthyes, se origina en el Devónico; tienen esqueleto y escamas óseas, y opérculos *(e.g.,* salmones, corvinas, etc.). Dieron origen a dos linajes: los Actinopterigios (Chondrosteanos, Holosteanos y Teleósteos) y los Sarcopterigios (Dipneustos, Crosopterigios y Celacantos). Se postula que la transición entre peces óseos y cartilaginosos está asociada a la duplicación genómica, que coincide con las novedades evolutivas propias de la evolución de los cordados *(pp 382).*

Era	Período	Tiempo (Ma)	Evento
Cenozoico	Cuaternario	1,8 - Presente	Glaciaciones e incremento en el número de especies; humanos
	Terciario	65 - 1,8	Diversificación de mamíferos; pastizales
Mesozoico	Cretácico	145 - 65	Diversificación de reptiles acuáticos; plantas que florecen; extinción masiva
	Jurásico	208 - 145	Diversificación de dinosaurios; aves
	Triásico	245 - 208	Dinosaurios; pequeños mamíferos; plantas coníferas
Paleozoico	Pérmico	290 - 245	Diversificación de reptiles; plantas con semillas; extinción masiva
	Carbonífero	263 - 290	Reptiles; diversificación de insectos alados; pantanos de brea
	Devónico	410 - 263	Diversificación de peces; vertebrados terrestres (anfibios primitivos)
	Silúrico	440 - 410	Plantas terrestres; animales terrestres (artrópodos)
	Ordovícico	505 - 440	Artrópodos acuáticos; vertebrados (peces no mandibulados)
	Cámbrico	544 - 505	Diversificación de invertebrados marinos; evoluciona la mayoría de los phyla animales
Precámbrico		650 - 544	Procariontes anaeróbicos más tarde fotosintéticos; eucariontes, más tarde vida multicelular

Tabla 2-2 Períodos geológicos, tiempo de duración y eventos característicos

Un linaje de peces con aletas lobuladas, llamados Crosopterigios, posiblemente dio origen a los ancestros de los vertebrados terrestres. Estos peces, comunes durante el Devónico, declinaron al final del Paleozoico y se supone que la competencia con ciertos anfibios influyó en su desaparición. Por mucho tiempo se pensó que los Crosopterigios se habían extinguido. Sin embargo, el hallazgo de *Latimeria chalumnae* en las costas de Sudáfrica, señaló la existencia de un verdadero *fósil viviente* debido a que su morfología se ha conservado invariante por unos 400 Ma.

La transición desde peces a tetrápodos encierra una serie de innovaciones morfofuncionales que afectan la locomoción, la respiración y la audición. Las relaciones entre tetrápodos y peces de aletas lobuladas son claras pero, por falta de fósiles, el origen de las extremidades ha sido más inferencial que demostrativo. Sin embargo, el reciente hallazgo de *Tiktaalik roseae*, un sarcopterigio proveniente del Devónico tardío de Canadá, ha establecido una línea conectante entre aletas lobuladas y extremidades pareadas *(Figura 2-5). T. roseae* presenta modificaciones del cráneo y de la región auditiva, articulaciones funcionales en los metacarpos, ilustrando el modo en que se sucedieron dichos cambios (Daeschler y cols., 2006). Las innovaciones de sus extremidades le permitían una serie de posturas y agilidad de desplazamiento, propias del codo y el hombro (Shubin y cols., 2006).

El próximo gran avance evolutivo lo representa la conquista de los ambientes terrestres por los anfibios, completada posteriormente por los repti-

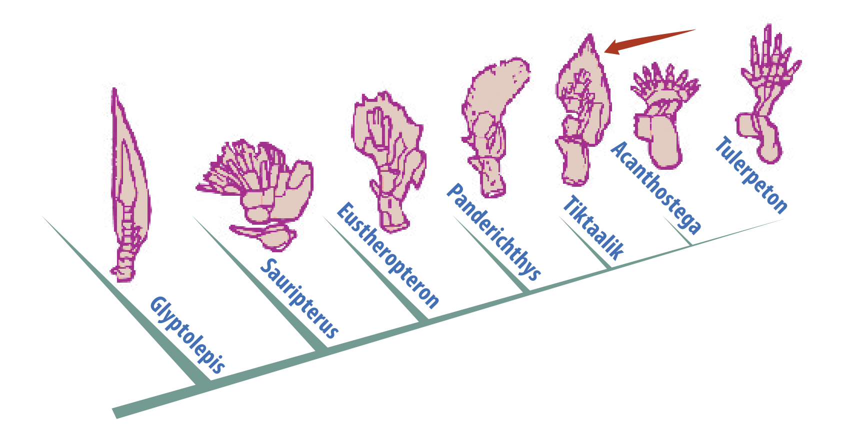


Figura 2-5 Cladograma de las extremidades anteriores de los tetrápodos basales
Tiktaalik roseae (flecha roja) tiene elementos expandidos del carpo y muchas articulaciones transversales en la parte distal. Sus aletas han retenido rasgos en mosaico, propios de los taxa basales. El eje central de los huesos del endocondrio es un diseño propio de los primeros sarcopterigios *(adaptada de Shubin y cols., 2006).*

les. Los anfibios evolucionaron a partir de los peces con aletas lobuladas del Devónico y sus fósiles más antiguos (*Ichthyostega*) provienen de Groenlandia. Fueron reemplazados entre el Carbonífero-Pérmico por los Laberinthodontes, que dominaron por unos 100 Ma. En relación al origen de los anfibios, se supone que en temporadas de sequía (inferidas geológicamente), ciertos linajes de peces se desplazaban entre pequeñas lagunas y así lograban aumentar sus probabilidades de vida. La transformación de las aletas en extremidades, y la adquisición de un sistema doble de respiración cutánea y pulmonar habría facilitado la respiración aérea y generado nuevas oportunidades evolutivas para el grupo. Algunos anfibios, como *Ichtyostega*, mantenían las cuatro extremidades y también una aleta caudal como los peces. Algunos de ellos lograron un tamaño espectacular, no visto hoy en día. Aunque los anfibios lograron conquistar la tierra, aun están ligados al agua para reproducirse; su origen está plagado de hipótesis lamarckianas.

El origen de los reptiles (350-270 Ma) se inicia luego de la declinación de los anfibios durante el Carbonífero. Los reptiles ancestrales se parecían a los anfibios y existen variadas formas transicionales a inicios del Pérmico, cuando los Pelicosaurios como el *Dimetrodon* eran parte de la fauna dominante. Su éxito evolutivo radica en la aparición del huevo cleidoico, con membranas extraembrionarias *(i.e.,* amnios, corion y alantoides) que permiten el desarrollo embrionario, con independencia del ambiente acuático. El huevo no se deseca debido a una cáscara dura e impermeable.

Posteriormente, los reptiles experimentaron una enorme radiación adaptativa y dominaron la fauna hasta hace 180 Ma, cuando empezaron a radiar los dinosaurios. Los primeros reptiles mamiferoides son los pelicosaurios, que evolucionaron a partir de los anápsidos del Pérmico temprano. Eran animales muy característicos debido a su *vela* dorsal y por la posición oblicua de sus extremidades. Posteriormente fueron reemplazados por los terápsidos.

Los dinosaurios aparecen en el Triásico, alcanzan su apogeo entre el Cretácico inicial y medio y se distribuyeron mundialmente. Los primeros dinosaurios eran pequeños, bípedos y con dentadura carnívora *(e.g.,* velocirraptor); tenían extremidades anteriores con garras y una cola vertebrada.

Se conocen dos ramas de dinosaurios de acuerdo a la disposición de los huesos pélvicos: *Saurischia* y *Ornithischia.* Se estima que muchos de ellos lograron grados avanzados de regulación térmica porque sus huellas indican un desplazamiento rápido que no se condice con la exotermia. Otros antecedentes que sugieren regulación endotérmica son: presencia de canales hersianos en sus huesos, ciertos rasgos de la morfología esquelética y su afiliación con las aves. Se desconoce cuáles habrán sido las presiones evolutivas que permitieron alcanzar tamaños tan descomunales. Entre los dinosaurios más

grandes están los diplodócidos y los titanosaurios (*Seismosaurus, Argentinosaurus, Ultrasaurus)* que medían más de 30 m y pesaban sobre 80 toneladas. Se sostiene que eran endotermos, ya que difícilmente podrían haber sido exitosos con semejante volumen corporal y un metabolismo dependiente de la temperatura externa. Entre los dinosaurios más pequeños están los géneros *Micropachycephalosaurus, Echinodon, Saltopus* y *Microceratops* (~ 30 cm). Su extinción es enigmática y se han propuesto diversas hipótesis, entre las que destacan el impacto de un meteorito, vulcanismo y cambios climáticos ocurridos hace 65 Ma. El impacto de un meteorito es la hipótesis más aceptada. Pero el cambio del polo magnético de la tierra, el vulcanismo y el cambio climático global también han influído en las diversas extinciones registradas.

Durante el Pérmico (270-225 Ma) aparecieron los Terápsidos, reptiles mamiferoides, cuya dentadura heterodonta les permitió diversificar la dieta alimentaria. Los terápsidos se diversificaron en el Pérmico medio a tardío, para luego declinar cuando ocurre la extinción masiva del Permo-Triásico. Estos animales se extinguen completamente durante el Cretácico temprano.

Archaeopteryx lithographica aparentemente es un dinosaurio terópodo si se le quitan las plumas. Desde 1998 se ha descrito una serie de fósiles intermedios que han llenado el vacío entre las aves y *Archaeopterix*. Entre las características de estos nuevos fósiles estaba el desarrollo de plumas que cumplían funciones de termorregulación. Otros carecían de dientes, tenían un pico córneo, cola corta y plumas en las cuatro extremidades. Se diferenciaban de otros reptiles porque tenían peculiaridades estructurales en el cráneo, la pelvis y en la orientación de las extremidades (Xu y cols., 2003). Actualmente, no se considera que *Archaeopteryx* sea el ancestro de las aves modernas, sino una rama lateral extinta que divergió del mismo ancestro que las originó.

Tradicionalmente se ha considerado que los dinosaurios se extinguieron sin haber dado origen a otros grupos animales. No obstante, la hipótesis de que las aves descienden de los reptiles Theropoda ha ido ganando aceptación en los últimos años debido a los hallazgos de nuevos fósiles. Recientes hallazgos en China sugieren que los dinosaurios dromeosaurios eran animales con las cuatro extremidades emplumadas y dispositivos de vuelo similares a los de *Archaeopteryx (Figura 2-6).* Estos animales probablemente podían planear y, por lo tanto, representan un *eslabón intermedio* entre el estado de vuelo por planeación y el vuelo con batido de alas. Al mismo tiempo, este descubrimiento apoya la hipótesis que predecía un estado tetráptero en las etapas iniciales de la evolución del vuelo (Xu y cols. 2003). Sin embargo, la forma en que los primeros pájaros aprendieron a volar no cuenta con el mismo grado de evidencia científica. Al respecto, existen dos hipótesis. La primera (de abajo hacia arriba) sugiere que el vuelo surgió en reptiles terrestres, mientras

que la segunda (de arriba hacia abajo) implica formas arbóreas planeadoras.

Las aves están representadas por unas 8.600 especies, distribuídas en 28 órdenes. Existen dos grupos bien diferenciados: **a) Ratites,** que no vuelan, carecen de quilla esternal y de grandes músculos pectorales; entre sus formas conocidas se encuentra el avestruz, el ñandú, el casuario, el emú, la perdiz y el moa (recientemente extinguido); **b) Carinadas,** aves voladoras con una fuerte quilla esternal que sujeta los músculos pectorales. Cerca del 60% de las aves son paseriformes o pájaros de percha. Son de reducido tamaño y tienen huesos neumáticos que les permiten disminuir el peso. Son endotermos, con un aparato respiratorio eficiente y un corazón tetracamerado. Las hembras usualmente tienen solo un ovario activo. Las plumas son la adaptación más prominente que ha facilitado la diversificación de las Carinadas. Las plumas evolucionaron desde una función netamente termorreguladora hacia la locomoción aérea (= exaptación). Su estructura, derivada de la queratina, es la misma que compone las escamas de los reptiles y los pelos de los mamíferos.

La radiación de los mamíferos se inició al final del Triásico, hace unos 200 Ma, a partir de un grupo de Terápsidos. No obstante, coexistían con los dinosaurios desde el Triásico; su radiación se inicia una vez que estos se extinguen, al final del Mesozoico (límite Cretácico-Terciario [K-T], hace 65 Ma). Actualmente se conocen unas 4.500 especies. A diferencia de los monotremas que ponen huevos, todos producen crías vivas. Las madres tienen glándulas mamarias y la gestación/cuidado de la prole es largo. Su activo metabolismo se debe a la eficiencia de sus sistemas circulatorio y respiratorio. Tienen cerebros relativamente más voluminosos que otros vertebrados. Se distinguen de un reptil por la dentadura, que evolucionó desde homodonta a heterodonta. También se produjo la fusión de los huesos del cráneo. La mandíbula en los mamíferos está formada solo por el dentario. Los otros elementos mandibulares de los

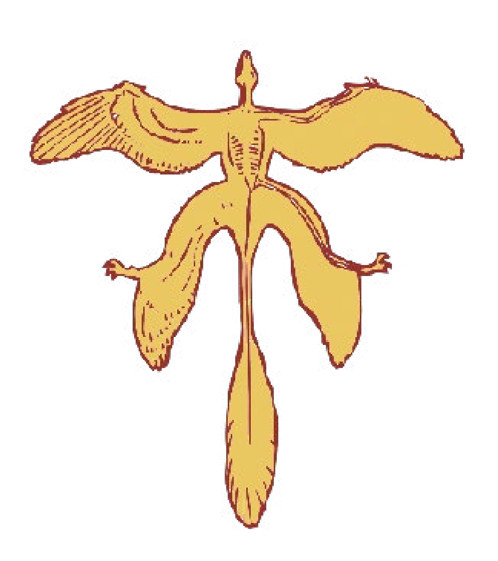


Figura 2-6 Dinosaurio emplumado
Reconstrucción de *Microraptor gui* que muestra la distribución y forma de sus penachos y extremidades emplumadas *(basada en Xu y cols., 2003).*

ancestros reptilianos se transformaron en huesecillos del oído medio de los mamíferos *(Figura 1-5).*

El origen de los mamíferos indica derivación a partir de animales pequeños, del tipo de una musaraña o rata, y hábitos posiblemente nocturnos. Los *Prototheria* (monotremas) se reproducen por huevos y la leche se produce por glándulas difusas que las crías lamen de la piel materna. Adicionalmente, se reconocen dos clados de mamíferos muy diferentes: los marsupiales (*Metatheria*), distribuidos actualmente en Sudamérica y Australia, y los placentados (*Eutheria*), ampliamente distribuidos y diversificados en todos los continentes. Los marsupiales tienen un período de gestación muy corto, debido a las limitaciones que impone una placenta de tipo coriovitelina, con escasa eficiencia en el transporte de nutrientes y oxígeno. Por el contrario, la placenta corioalantoídea de los eutherios es muy eficiente y permite así una larga gestación que da origen a crías completamente formadas.

La evolución de los mamíferos ha producido una sorprendente variedad morfofuncional. El registro fósil de los cetáceos ejemplifica en forma contundente los eventos macroevolutivos que les dieron origen. Los cetáceos primitivos estaban formados por unas seis familias que existieron en el Eoceno, hace 37-55 Ma. Sus representantes habitaban ambientes marinos, costeros, fluviales y terrestres. El crecimiento alométrico del cráneo en relación al cuerpo y las modificaciones de las extremidades acompañaron la evolución hacia el ambiente acuático en forma permanente (Thewissen y Williams, 2002).

Extinciones masivas

La extinción es el destino inescapable de todo taxón. Las especies que han desaparecido no deben considerarse maladaptadas, como se verá más adelante. El registro fósil indica que aproximadamente 99% de todas las especies han desaparecido en un lapso de 3.500 Ma ***(Figura 2-7).*** Toda estimación del efecto neto que tiene una extinción sobre la biota requiere conocer la tasa de eliminación de la misma. Para estas estimaciones se recurre principalmente al registro fósil y a la evidencia directa de las extinciones conocidas. También se emplean estimaciones basadas en la relación entre la pérdida de habitats adecuados y la probabilidad de extinción. Estas pérdidas son balanceadas por la aparición de nuevas especies, mediante especiación. Así, el proceso de evolución oscila entre formación y desaparición de especies.

Los organismos tienen distintas maneras de enfrentar los cambios ambientales, sean estos producidos por alteraciones de las condiciones abióticas, como la formación de cadenas de montañas, cambios en la vegetación por alteraciones en los regímenes de pluviosidad, o regresiones marinas que

alteran la profundidad de los mares epicontinentales. La introducción de otras especies, las fluctuaciones en la disponibilidad de alimentos o la disminución de la amplitud de los nichos, alteran la dinámica ecosistémica y producen tres alternativas: aclimatación/adaptación, migración o extinción.

Se estima que la vida promedio de una especie de invertebrado es de 11 Ma, mientras que la de los mamíferos se estima en 1 Ma. En el caso en que una especie se transforme gradualmente en otra, se habla de **seudoextinción,** porque la especie original desaparece y es reemplazada por un taxón descendiente. Algunos autores sugieren que habría una cierta periodicidad de 26 Ma para los eventos de extinción (Raupp y Sepkoski, 1984). Las explicaciones para esta periodicidad abarcan desde factores intrínsecamente terrestres a otros asociados a eventos cósmicos que afectan a la tierra *(e.g.,* el impacto de un meteorito, la posición del sistema solar dentro de la galaxia, etc.). Se tiene registro detallado de al menos cinco eventos mayores que han eliminado periódicamente gran parte de la biota existente.

Extinción del Ordovícico (hace 440 Ma)

Produjo la extinción de 50% de las familias de animales. Se atribuye a gla-

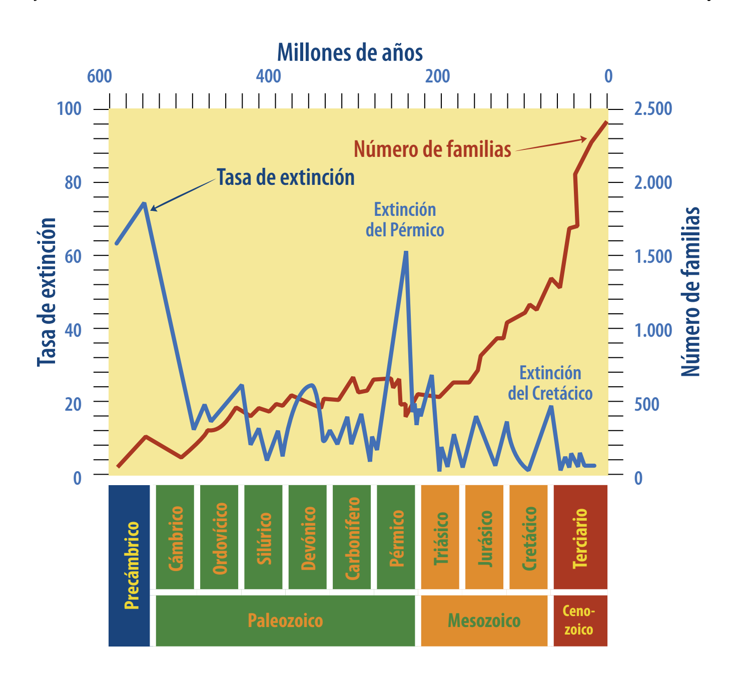


Figura 2-7 Representación de las principales extinciones masivas
Resumen esquemático en relación al tiempo geológico. En rojo se muestra el número de familias extintas. Los picos en azul señalan el grado de pérdida de fauna. Destaca la extinción del Permo-Triásico como la mayor de todas.

ciaciones que habrían hecho descender la temperatura y el nivel del mar. Se estima que la recuperación tardó unos 25 Ma.

Extinción del Devónico (hace 360 Ma)

Se extinguió alrededor de 30% de las familias animales. Se atribuye a glaciación o impacto de un meterorito. La recuperación se estima que tardó 30 Ma.

Extinción del Pérmico (hace 250 Ma)

Es la extinción más grande de la historia y se la conoce como la *Madre de Todas las Extinciones:* produjo la eliminación del 57% de las familias animales y el 95% de las especies marinas. Esta extinción también produjo una pérdida masiva de organismos filtradores o con alimentación por suspensión. También afectó a organismos carnívoros y a la fauna asociada a los arrecifes de coral, incluyendo muchos crinoídeos. Entre los cordados, se extinguió 75% de los anfibios y 80% de las familias de reptiles. Con todo, algunos autores sugieren que se habría eliminado entre 90% – 95% de todas las especies de ese período. Se atribuye a glaciaciones, efecto de la tectónica de placas y erupciones volcánicas. El tiempo de recuperación se estima en 100 Ma, considerando que el evento continuó en el Triásico. Aparentemente estos eventos habrían sido magnificados por la fusión de las masas continentales que formaron Pangea. Implícito en este antecedente, está el aumento de la competencia. Como resultado, se estima que las corrientes oceánicas habrán girado en unos 300º y que la circulación atmosférica también se habría alterado drásticamente. Asociado a ello, la extinción coincide con el período de mayor actividad volcánica del planeta. Esa actividad habría generado gran cantidad de CO2 atmosférico en Siberia (donde está datada), produciendo un efecto invernadero. No hay evidencias de impacto por meteorito.

Extinción del Triásico (hace 210 Ma)

Se extinguió alrededor del 35% de las familias animales.

Extinción del Cretácico (hace 65 Ma)

Es la segunda mayor extinción masiva y ocurre en la interfase entre el Cretácico y el Terciario (interfase K-T); produjo la eliminación de 60% de las especies animales y la mitad de la fauna del planeta, especialmente de los taxa tropicales. Llama mucho la atención porque durante este período desaparecen todos los dinosaurios (terrestres, voladores y marinos). Su efecto se atribuye a erupciones volcánicas y al impacto de un meteorito de aproximadamente 10 km de diámetro. Esta masa ígnea habría impactado las costas de la actual península de Yucatán, Chicxulub, México (Álvarez y cols., 1980). Se supone que el impacto lanzó a la atmósfera una masa 60 veces mayor que el tamaño del meteorito. La evidencia se basa en la anomalía del iridio. Este metal es muy raro en la tierra, pero común en los asteroides. Se encuentra en gran concentración en zonas cercanas a Yucatán. El impacto habría produ-

cido una densa nube de gases, cenizas y polvo que al bloquear la luz solar por varios años habría producido un efecto en cadena que colapsó las cadenas tróficas. El calor habría iniciado incendios de bosques que agregaron más partículas a la atmósfera. Se supone que el ácido nítrico y sulfúrico liberado a la atmósfera habría producido una lluvia ácida. Aparentemente el efecto del impacto habría sido selectivo, dependiendo del tamaño de los organismos. Se estima que todos los animales de más de 25 kg de peso se habrían extinguido. Curiosamente, esta extinción no afectó a los mamíferos, pájaros, tortugas, lagartos, serpientes ni anfibios. Algunas estimaciones señalan que la tierra tardó 20 Ma en recuperarse de esta extinción.

Extinciones del Pleistoceno (100.000 años atrás)

En muchas partes del mundo ocurrieron cambios climáticos drásticos en el Pleistoceno. La tendencia general de enfriamiento del clima mundial se inició en el Terciario y continuó hasta el Cuaternario, hace aproximadamente 2Ma. Estas extinciones recientes se atribuyen a sobrepredación y cambio climático, especialmente debido a glaciaciones. Lo más característico de ellas es la pérdida de la *megafauna de mamíferos.* En Norteamérica se pierde 73% de los grandes mamíferos (mamuts, tigres *diente de sable)* mientras en Sudamérica y Australia se extingue aproximadamente el 80% de los grandes mamíferos. En Nueva Zelandia la pérdida de mamíferos es total.

Capítulo 3

Sistemas Complejos y Orígenes del Orden



El proceso evolutivo está asociado al aumento de la complejidad porque una mirada histórica nos revela que la organización celular bacteriana es más simple que aquella de los vertebrados, aparecidos posteriormente. Sin embargo, no hay razón *a priori* de por qué los organismos más complejos habrían sido promovidos por la selección natural, ya que el aumento en la adecuación darwiniana es común a ambos tipos de organización celular. Aunque la teoría evolutiva clásica explica eficientemente muchos aspectos del proceso, existen fenómenos que aun no tienen respuesta satisfactoria, como el origen del orden (Kauffman, 1993). Pero, además, los modelos lineales clásicos y las condiciones de equilibrio termodinámico no sirven para explicar sistemas complejos cuya dinámica es de constante renovación.

Estas dificultades llevaron a efectuar simplificaciones drásticas y a usar modelos lineales básicos en el marco conceptual de la biología. El paradigma de la simplificación sostiene la universalidad y favorece la expulsión de lo singular y contingente que exista en la ciencia. También elimina la irreversibilidad temporal, busca las unidades elementales de los procesos, indaga en principios y leyes invariantes usando una causalidad lineal y un determinismo universal (Morin, 1984). El ideal del conocimiento científico clásico era descubrir detrás de la complejidad aparente de los fenómenos, un orden perfecto que condujese a formar una máquina perfecta hecha de microelementos o átomos, para formar objetos y sistemas. Esta metodología ha conducido a un cierto oscurantismo, porque no hay asociaciones entre los elementos disjuntos ni tampoco posibilidad de engranarlos y reflexionar sobre ellos. Frente

a este marco conceptual de lógica lineal se ha propuesto el modelo de la complejidad, que surge de las propias raíces de la indagación científica teórica.

Mientras que el pensamiento simplificador desmenuza la complejidad organísmica, el pensamiento complejo integra los modos resumidos del pensamiento. Sin embargo, rechaza las consecuencias cercenantes, reduccionistas, unidimensionales y abreviadas de los verdaderos atributos de la naturaleza. El concepto de complejidad se ha formulado, agrandado y extendido de tal manera que, si no es la clave del mundo natural, al menos es un desafío a afrontar (Solé y Goodwin, 2000). La ciencia no es el estudio del universo simple. Su simplificación tiene una base heurística, necesaria para extraer ciertas propiedades y detectar principios generales (Morin, 1984). Un mundo en equilibrio es un mundo paralítico, sin cambio ni evolución.

El modelo de la complejidad

La complejidad es el conjunto de eventos, acciones, interacciones, retroacciones, determinaciones y azares que constituyen nuestro mundo fenoménico. Y esto es así porque la vida no es una sustancia sino un fenómeno de auto-eco-organización extraordinariamente complejo que produce autonomía. El contacto con la obra epistemológica de Popper, Kuhn, Lakatos y Fayerabend también ha estimulado el pensamiento complejo y su rol en la ciencia como una aventura científica transdisciplinar (Morin, 1998).

El paradigma de la complejidad estudia a los organismos como sistemas dinámicos fuera del equilibrio termodinámico (Prigogine, 1973, 1980). Sus teorías subsidiarias se basan en turbulencia, caos, geometría fractal, autoorganización y emergencia como aspectos fundamentales para entender la evolución de la vida desde sus orígenes. La complejidad implica no-linearidad. Consecuentemente, no puede comprenderse mediante la aplicación de un modelo genérico que realice operaciones de rutina. La no-linearidad señala además que la magnitud de los efectos no es proporcional a la de sus causas, porque los componentes aleatorios imposibilitan determinar la trayectoria del sistema. Así, estudian las propiedades fundamentales de las redes de retroalimentación no-lineales, particularmente de las adaptativas. La respuesta de los elementos interactuantes del sistema es evaluada frente al comportamiento de otros elementos. Esto mejora el comportamiento de tal manera que el sistema se convierte en uno de aprendizaje continuo.

Bajo la perspectiva de la complejidad, los organismos vivientes se conciben como objetos lejos del equilibrio, separados de esa condición por inestabilidades (Prigogine, 1980). Además, tiene que ver con el orden y el desorden en el universo, con el principio de autoorganización y de autonomía. La recursi-

vidad organizacional es aquel principio por el cual los productos y los efectos son al mismo tiempo causas de aquello que los produce.

El trabajo en la interfase físico-química de los sistemas complejos ha permitido la comprensión teórica del origen del orden (Prigogine, 1980; Eigen, 1992; Kauffman, 1993, 1995). Esta nueva concepción de autoorganización va mucho más allá que la visión clásica sobre el origen de la vida. La selección natural deja de ser simplemente una dialéctica entre mutación aleatoria y selección determinista, como se pensaba inicialmente (Biebricher y Eigen, 2005). Pero otros rechazan la aproximación teórica y la formulación matemática de la autoorganización. Reclaman que la biología no debería explicarse por las leyes de la física porque los sistemas vivos tienen sus características propias, con producción de información.

Para quienes promueven la autoorganización, la selección natural dirige procesos funcionales una vez formados los organismos; pero no puede generar el orden a partir de compuestos inorgánicos. Por lo tanto, el origen de la vida debe complementarse con el principio de autoorganización y así crear sistemas complejos cuya localización bordea el orden. El caos les confiere la flexibilidad para adaptarse rápida y exitosamente a un ambiente complejo

El pensamiento complejo

La complejidad es un fenómeno cuantitativo, caracterizado por un sinnúmero de interacciones e interferencias. Este enorme número de unidades hacen que todo sistema autoorganizado (viviente) combine un enorme número de unidades, ya sean moléculas en una célula, células de un organismo, etcétera.

La virtud del pensamiento sistémico es haber puesto, en el centro de la teoría, no una unidad elemental discreta sino una unidad compleja y abierta, un todo que no se reduce a la suma de sus partes constitutivas. De la idea de sistema abierto se desprende que las leyes de organización de lo viviente no son de equilibrio, sino de desequilibrio, retomado o compensado, pero siempre como un dinamismo estabilizado. La inteligibilidad del sistema se encuentra no solamente en sí mismo, sino en su relación con el ambiente, que es constitutivo del sistema. Así, el concepto de organización es central a la biología sistémica.

La ciencia occidental se fundó sobre la eliminación positivista del sujeto suponiendo que los objetos, al existir independientemente del observador, podían ser observados y explicados de mejor manera. Así, el sujeto es el ruido, la perturbación, la deformación o el error que hace falta para lograr el conocimiento objetivo. El sujeto es rechazado como ruido precisamente porque es indescriptible según los parámetros positivistas. Con respecto al objeto, este existe con respecto a un sujeto (que observa, aísla, define y piensa) y no hay sujeto si no es con respecto a un ambiente objetivo que permite reconocerlo, definirlo y pensarlo.

(Kauffman, 1995). Así, el proceso autoorganizativo se mueve entre la estabilidad y el caos, tal como ocurre en la mayoría de los mecanismos biológicos con características de autopoiesis, metabolismo y epigénesis.

El origen de la vida estaría entonces relacionado con inestabilidades sucesivas, análogas a las reiteradas bifurcaciones que generan un estado más coherente de la materia (Prigogine, 1980). El estudio de la complejidad señala que el orden no es accidental y que sus leyes generan espontáneamente el orden natural. En síntesis, los sistemas altamente desordenados cristalizan espontáneamente en un grado mayor de complejidad, condición necesaria para la emergencia de nuevas propiedades.

Teoría general de sistemas

Esta formulación, desarrollada en 1969 por Ludwig von Bertalanffy (1901-1972), señala que la vida es un sistema de autoorganización, un desenvolvimiento del desarrollo hacia niveles de diferenciación y complejidad progresivamente más elaborados. Esta visión unifica los distintos tipos de sistemas (compuestos de partes interactuantes), con la finalidad de producir complejidad organizada. El sistemismo sostiene que toda cosa es un sistema o un componente de un sistema. Este punto de vista reúne bajo su seno al holismo evolutivo (Smuts, 1926), el individualismo, el ambientalismo y el estructuralismo. Los sistemas concretos funcionan mediante mecanismos que, como conjuntos de procesos, permiten o impiden cambios o la emergencia de propiedades del sistema. Como los sistemas son objetos con estructura vinculante, el conjunto de elementos se comporta como un todo interrelacionado (Bunge, 2004).

El concepto de sistema es fundamental en las ciencias biológicas porque el mundo natural está organizado jerárquicamente, de modo que cada elemento es un subsistema de otro aun mayor. Para la concepción sistémica, las *totalidades* no son reducibles a las propiedades de sus partes porque los sistemas son abiertos (Smuts, 1926). El descubrimiento de las estructuras disipativas indica que los vínculos son la base de los sistemas autoorganizantes y que la formación y eliminación de ellos involucra cambios energéticos. Los organismos vivos son sistemas abiertos, en desequilibrio termodinámico con su entorno. Cada nivel mantiene su estructura gracias al intercambio energético continuo con los componentes del nivel inferior o precedente. El reconocimiento del enfoque sistémico surgió de los biólogos moleculares, quienes señalaron las limitaciones del enfoque tradicional cuando deseaban determinar la función de genes individuales del desarrollo o del metabolismo. Al soslayarse las interrelaciones organizadas en redes de genes y proteínas, la aplicación de la hipótesis *un gen una enzima* resultó ser insuficiente y debió

reformularse y ampliarse.

En contraposición a la visión sistémica, el reduccionismo individualista considera que la estructura es superflua y lo más importante es la composición. A modo de ejemplo, una gota de agua y un copo de nieve serían indistinguibles debido a su identidad molecular. Una paradoja similar ha generado Dawkins (1989) con su fantasiosa propuesta del *gen egoísta.* Para él, toda dinámica evolutiva ocurre a nivel molecular, pasando por alto la estructura, el entorno y los procesos epigenéticos. Pero la emergencia y el comportamiento de los sistemas se explican por su composición y entorno, en función de la estructura completa.

Según Bunge (2004) los seres vivos heredan material genético y leyes de transmisión, pero no programas genéticos, que son imprecisos, metafóricos e inmateriales. Basado en estas premisas sostiene que, aunque las especies sean entidades naturales de un nivel superior al individual, no pueden evolucionar por sí mismas como lo sostiene Gould, siguiendo las ideas de Hull (1997) *(Capítulo 4).* El argumento de Bunge se centra en que son los individuos quienes evolucionan, en cambio las especies son conceptos, no cosas, al igual que las poblaciones. Son los individuos (y no los agregados poblacionales) los que experimentan cambio genético. Bunge destaca la trascendencia evolutiva de la biología del desarrollo que se inicia con el organismo, causa y consecuencia de la emergencia de novedades evolutivas. Mediante la visión sistémica se concluye que la multiestratificación evolutiva es causada por las modificaciones de los organismos, que a su vez son consecuencia de las propiedades sistémicas emergentes que denominamos epigénesis. La emergencia sería un claro indicador de la organización sistémica de la vida y debe analizarse bajo este prisma para descubrir sus propiedades y entender cómo se autoorganiza.

Basado en ideas sistémicas, Riedl (1977) desarrolló una teoría de la evolución donde critica la falta de respuesta satisfactoria para el origen y persistencia conservadora de los planes corporales animales. Su explicación mediante interacciones entre procesos adaptativos usa la recursividad o causalidad retroalimentada. La recursividad de un cómputo algorítmico usa el resultado como dato para efectuar el siguiente cómputo, igual que en los fractales. Para Riedl, los sistemas recursivos son eficientes y económicos porque reutilizan los elementos existentes, generan mayor variación y permiten explicar las consecuencias de la interacción entre los mecanismos genéticos y epigenéticos en la macroevolución.

Estructuras disipativas

El trabajo de Prigogine (1973) sobre la evolución de los sistemas dinámicos le

valió el Premio Nobel. Demostró que el desequilibrio termodinámico es una condición necesaria para que los sistemas complejos se mantengan y desarrollen. Las estructuras disipativas son diseños termodinámicos complejos y recursivos. Se generan espontáneamente y expelen energía del sistema cuando alcanzan el umbral crítico en una fase líquida, en desequilibrio termodinámico. Los diseños disipativos se mantienen y autorrecrean, originando nuevas formas de organización que se mantienen en perpetuo movimiento mientras se mantenga el desequilibrio *(Figura 3-1).* Un ejemplo lo constituyen las células de Bénard, que forman patrones hexagonales si se las calienta; cuando la fase líquida llega a un estado de turbulencia, se inicia un orden dinámico que se perpetúa mientras se mantenga el desequilibrio inicial. Otro ejemplo es el llamado *reloj químico* de la reacción de Belousov-Zhabotinsky. Se compone tanto de estructuras temporales (que cambian con extremada regularidad) y estructuras espaciales, que se manifiestan en ondas espirales.

Al subrayar que en condiciones de desequilibrio la materia es reactiva, el trabajo de Prigogine fue tildado de vitalista, aunque no es menos cierto que el fenómeno es empírico, reproducible y totalmente desacoplado de un principio ordenador misterioso. Recordemos que L. Boltzmann mostró que el universo evoluciona hacia un estado de máxima entropía. Así, la reticencia al trabajo de Prigogine era porque contravenía la segunda ley de la termodinámica, piedra de tope para explicar el origen de la vida según la visión clásica. Pero todo proceso natural es entrópico porque el flujo de calor fluye espontáneamente desde los cuerpos calientes a los fríos. Entonces las transformaciones no podrían desandarse debido a que el tiempo fluye desde pasado a futuro, sin irreversibilidad. La paradoja entrópica también es usada por los creacionistas para insistir en que la vida no pudo haber cristalizado sin la ayuda de un creador o un efector externo *(p 640).*



Figura 3-1 Estructuras disipativas
Son diseños complejos que señalan la capacidad autoorganizativa de la materia en desequilibrio termodinámico. Los sistemas disipativos son abiertos y su perpetuación depende del influjo permanente de energía al sistema, como lo demostró Prigogine (1980).

El descubrimiento de las estructuras disipativas forzó a mirar el origen de la vida desde una perspectiva diferente. A pesar de las aseveraciones de Boltzmann, la inercia de la

materia no es una condición perpetua, sino que puede cambiar hacia un curso dinámico y creativo. En efecto, para la física clásica, el orden solo puede lograrse racionalmente por aplicación de un conjunto de leyes físicas fundamentales. Pero el comportamiento de los sistemas vivientes resulta de un aumento en la entropía y no a costa de ella.

Las estructuras disipativas evidenciaron que el orden no solo se lograba por agentes externos, sino que la transferencia de calor (considerada una pérdida de información), se transformaba en una fuente de orden. En el contexto de la complejidad sistémica, la evolución correspondería a un fenómeno entrópico, imposible de entender desde una perspectiva atomista (Brooks y Wiley, 1986). Las fluctuaciones son una fuente de creatividad y el desarrollo de las estructuras disipativas requiere desequilibrio (Prigogine, 1980).

Origen del orden y autoorganización de la materia

La evolución biológica por autoorganización surge del desarrollo de las ideas de Herbert Spencer sobre la tendencia autoorganizante del universo. Fue el primero en utilizar de forma sistemática los conceptos de estructura y función. Según Spencer, la evolución aumenta la diferenciación e integración de las partes mediante la espectacular paradoja que representan los sistemas vivientes. Dedicó su vida a elaborar una filosofía evolucionista que considerase la evolución biológica como clave de toda la realidad (Brooks y Wiley, 1986).

Se denomina autoorganización a la propiedad de la materia para adquirir formas organizadas. Este principio sostiene que la selección dirige procesos funcionales, una vez que los organismos se han formado; pero no puede generar el orden a partir de elementos inorgánicos esenciales (Kauffman 1993, 1995). Todo proceso autoorganizativo se mueve en la interfase entre la estabilidad y el caos, tal como ocurre en la mayoría de los mecanismos biológicos con propiedades metabólicas, epigenéticas y autopoiéticas (Maturana y Varela, 1972). El modelo de la complejidad sugiere que el origen de la vida estaría relacionado con inestabilidades sucesivas, análogas a las reiteradas bifurcaciones que producen un estado más coherente de la materia (Prigogine, 1973). Así, el orden no es accidental sino espontáneo, de modo que el origen de la vida habría sido un fenómeno esperable y no una peculiaridad inaudita. Algunos modelos de autoorganización sugieren que las moléculas autorreplicantes pudieron originarse a partir de la organización cíclica de las vías metabólicas y no desde los ácidos nucleicos (Kauffman, 1993).

La autoorganización también ocurre en sistemas inorgánicos y presenta características que trascienden la físicoquímica. Por ello, sin ser una propiedad definitivamente biológica, sugiere una solución de continuidad entre lo

inanimado y lo viviente. La autoorganización implica una noción sistémica, porque la capacidad organizativa de los seres vivos se produce en virtud de sus propiedades materiales, sin necesidad de la intervención de un agente diseñador externo.

Los sistemas autoorganizantes tienen muchas ventajas adaptativas como la robustez, tolerancia a los errores, autorreparación y fácil implementación. La autoorganización emerge a múltiples niveles de modo que el producto final (desconocido *a priori)* resulta del crecimiento y selección más que del planeamiento y diseño. El producto resultante no depende de los elementos, sino de tomarlos y dejarlos evolucionar hasta que aparezcan ciertas propiedades emergentes (Kauffman, 1995). La interacción y comunicación entre los elementos de autoorganización son necesarios para crear uniones que se ensamblan en estructuras mayores. A la inversa, la retroalimentación negativa evita la formación de estructuras que por sobrepasar un determinado tamaño no pueden evolucionar.

Existen numerosos modelos formales que exhiben comportamiento autoorganizativo, propiedad esencial para que un sistema pueda evolucionar por selección natural (Kauffman, 1993). Eigen (1971) ha elaborado modelos matemáticos que explican la formación de polímeros en condiciones prebióticas. Según sus modelos, los ácidos nucleicos son adecuados para estudiar la autoorganización porque actúan como molde reproductor, mientras que las cadenas de proteínas actúan como elementos catalíticos que desencadenan la replicación y la propagación de errores que originan mutaciones. Por lo tanto, la interacción entre el ADN y las proteínas produce redes de reacciones que constituyen hiperciclos (ciclos de ciclos). Para Eigen, su modelo lo explica la evolución y la selección como resultado de la competencia entre

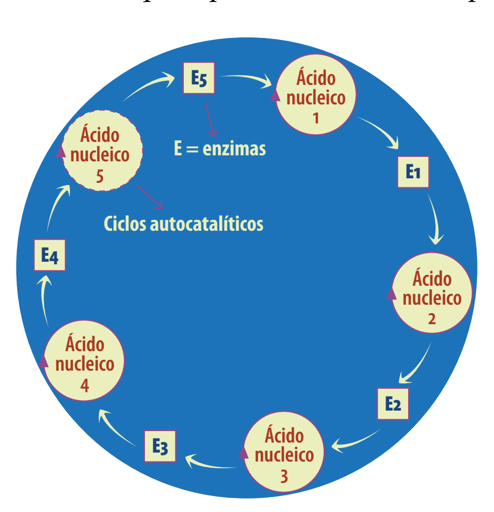


Figura 3-2 Modelo de un hiperciclo
La molécula de ADN se considera como un ciclo de ciclos porque contiene todas las instruciones para hacer una réplica exacta de sí misma; además, la molécula contiene información codificada para sintetizar ciertas proteínas (enzimas) que catalizan el proceso de copia. E1 a E5 representan enzimas que catalizan procesos específicos *(Eigen, 1978).*

hiperciclos *(Figura 3-2).* Su estabilización hace desaparecer la inestabilidad que genera errores, de modo que los elementos que sobreviven a la retroalimentación ambiental automáticamente se redireccionan o reorganizan a sí mismos (Eigen, 1978, 1992).

Eigen (1971) sostiene que las redes de reacción cíclica y la diversidad en la evolución biológica forman un proceso dual que se habría iniciado antes de la aparición de la vida. La evolución de las especies habría sido precedida por un proceso análogo de evolución molecular que dio origen a las *cuasiespecies,* donde la selección natural sería la consecuencia matemática de la dinámica sistémica autorreproductiva. Si no fuese porque los sistemas vivos tienen un metabolismo, capacidad de autoreproducirse y de mutar, se llegaría al equilibrio termodinámico, del cual no podrían escapar. En cambio, un sistema que exhibe las propiedades ya descritas sería proclive a la selección (Wolfram, 1984). Teniendo como base estas premisas, los cultores de la autoorganización conciben la vida como un evento esperable y no como una peculiaridad cuya probabilidad de aparición era casi nula. Para Kauffman (1995), la vida no es un accidente fortuito en la génesis del orden, sino lo esperado.

El advenimiento del concepto y propiedades de la autoorganización como factor evolutivo relevante, no ha sido acogido positivamente en algunos círculos. Por ejemplo, Maynard Smith afirma que las tendencias autoorganizativas de sistemas alejados del equilibrio no aportan nada, ya que los mismos fenómenos pueden explicarse mediante selección natural. En segundo lugar, advierte que las ciencias de la complejidad corren el riesgo de convertirse en ciencia sin hechos, puesto que las simulaciones no son fenómenos *reales.*

Teoría del Caos

El caos es un concepto técnico que dice relación con la actividad errática (el ruido) de los sistemas, principalmente biológicos. Fue desarrollada en 1975 por el matemático James Yorke, para explicar el comportamiento aparentemente impredecible de un sistema complejo. El desarrollo de la Teoría del Caos ha dejado en evidencia las limitaciones de la predictibilidad. El caos usa los modelos matemáticos de la emergencia para explicar la creación espontánea del orden. Tradicionalmente, las turbulencias se han identificado con el desorden y el ruido pero, en la actualidad, el movimiento turbulento, aparentemente irregular y caótico a escala macroscópica, se concibe como altamente organizado microscópicamente (Nicolis y Prigogine, 1977). En el mundo biológico se observan diseños caóticos en las manchas de la jirafa y el leopardo, en las rayas de las cebras, en las huellas dactilares, etc. La Teoría del Caos se ha desarrollado para cuantificar el orden en situaciones como la

descrita y define el estado particular de un sistema sensible a las condiciones iniciales debido a la existencia de los atractores extraños *(Figura 3-3).* Pero, una vez en el atractor, la dinámica caótica del sistema se estabiliza.



Figura 3-3 Atractor de Lorenz

En los sistemas caóticos es imposible determinar o hacer predicciones acerca de su comportamiento. El meteorólogo Edward Lorenz usó ciertas ecuaciones para modelar el estado del tiempo. Cuando resolvió numéricmente este problema, encontró que las partículas se movían en trayectorias muy complejas. También descubrió que la trayectoria siempre se aproxima al patrón de diseño de un atractor.

Los sistemas caóticos tienden a cambiar drásticamente en respuesta a pequeños cambios en las condiciones iniciales. Este es el *efecto mariposa,* que metafóricamente equivale a que una mariposa que agite sus alas en la Patagonia puede alterar la atmósfera y producir una tormenta en Australia (Whitfield, 2005). Las leyes deterministas que gobiernan la formación del clima son intrínsecamente inestables y las pequeñas diferencias en el dominio de entrada del sistema pueden generar rápidamente diferencias extraordinarias en la salida del mismo. Pero aparte de servir para predecir el clima, las matemáticas del caos también explican las órbitas planetarias, consideradas como un epítome de estabilidad.

Geometría fractal de la naturaleza

En 1960, Benoît B. Mandelbrot descubrió que los sistemas iterativos daban cuenta de aspectos muy diversos del comportamiento de sistemas complejos biológicos y no-biológicos. Estas figuras geométricas que tienen una dimensión fraccionaria se llaman fractales. Constan de una parte que se repite y da

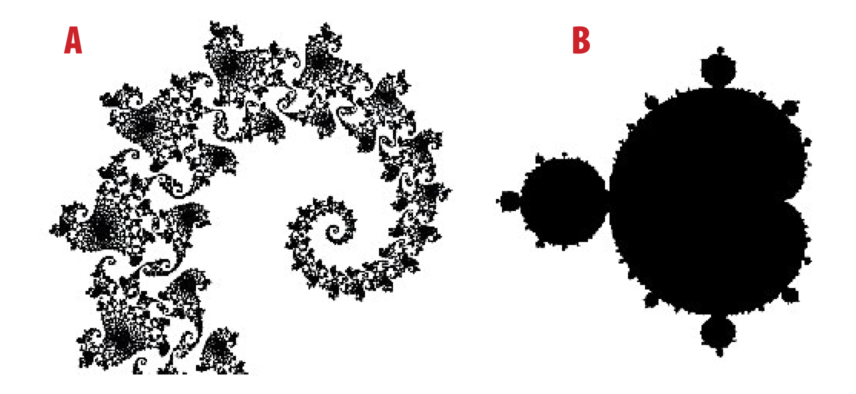


Figura 3-4 Fractales

A) Conjunto de Mandelbrot. B) Conjunto de Julia. Nótese que ambas figuras muestran auto-similitud. Hay partes de la estructura que remedan la estructura total. Los fractales tienen relación con una concepción física alternativa del origen del cosmos. La visión clásica del origen del universo, como la describe Stephen Hawking, se inicia con la singularidad física del *big bang,* seguido de expansión. La nueva visión, *inflacionaria,* percibe múltiples universos de naturaleza fractal.

origen al principio de autosimilitud. Los ejemplos más conocidos de fractales son los conjuntos de Julia y de Mandelbrot *(Figura 3-4).* Una nube o una molécula de oxígeno pueden tener estas propiedades. Por eso se sostiene que la naturaleza se despliega mediante una geometría fractal, no euclidiana. La Teoría del Caos tiene estrechos vínculos con los fractales pues la mayoría de los atractores extraños producidos por sistemas dinámicos caóticos son conglomerados fractálicos *(Figura 3-3).* En la práctica, los fractales se usan en computación para comprimir archivos y evitar la pixelación de las imágenes. En la mecánica de fluídos sirven para modelar la turbulencia de un estero o la caprichosa forma de las llamas de un elemento en combustión. En medicina se usan para la interacción de biosensores y para modelar el latido cardíaco. En biología, se usa para describir modelos poblacionales y para demostrar la relación entre la fisiología y el tamaño del cuerpo (West y cols., 1997, 1999). En los análisis filogenéticos se usa para refutar ciertos aspectos de la jerarquía linneana (Burlando, 1990; Green, 1991).

Gaia: el Planeta Viviente

La hipótesis Gaia fue esbozada por primera vez por James Lovelock, en 1970.[1] Su nombre deriva de la diosa griega que simboliza a la tierra. Es considerada

1 www.ecolo.org/lovelock

una de las más grandes revoluciones científicas y culturales de nuestro tiempo. El ímpetu de Gaia se origina a partir del trabajo con microbios, porque los sistemas vivientes conservan sus bordes y regulan su composición bioquímica en la más grande de todas estas asociaciones: el planeta tierra (Gillon, 2000). Como evidencia, existe una serie de procesos biológicos y químicos que constituyen unidades autoperpetuantes que se regulan a sí mismas.

Gaia visualiza la tierra como un superorganismo gigante donde las entidades vivientes e inanimadas interactúan y evolucionan juntas para mantener la vida del planeta. Esta proposición ha estado sujeta a intenso debate en la comunidad científica. Muchas objeciones, basadas en prejuicios, apuntan a que Gaia tiene connotaciones metafísicas y halos místicos. No obstante, la idea de la tierra como un superorganismo ha atraído la atención incluso fuera del mundo profesional. La mayoría del público la encuentra convincente y vigorizante, espiritual e intelectualmente hablando. Gaia ha formulado objeciones no solamente científicas sino también éticas en favor de un claro biocentrismo. Esta objeción está en el corazón del pensamiento de Lovelock, cuando afirma que los humanos están aumentando la polución, como una enfermedad que amenaza la estabilidad del planeta (Lenton, 2014).

El desarrollo completo de estas ideas se expone en el Capítulo 15.

El modelo de las margaritas

El Mundo de las Margaritas es un modelo muy simple ideado por Lovelock, para explicar cómo la tierra es capaz de autorregularse sin invocaciones místicas, teleológicas, de conciencia planetaria o de una mano para mecer la cuna. La regulación de la temperatura planetaria sería afectada por dos tipos de flores: las margaritas blancas enfrían el ambiente local, porque reflejan la luz solar, y las negras absorben calor y entibian el entorno. Ninguna flor puede crecer bajo los 10°C y todas mueren sobre los 45°C. Dentro de este rango y debido a que absorben calor, las margaritas negras crecerán rápidamente en condiciones más frías. En cambio, las blancas lo reflejan y perderán calor, prosperarán y producirán más descendencia en climas más cálidos. El ambiente local, entonces, es distinto si comparamos una superficie desnuda con otra cubierta por margaritas negras y blancas. Al competir por el espacio y las condiciones ambientales, el área cubierta con margaritas de uno u otro color sería variable. Esto alteraría el sustrato y afectaría la temperatura global.

Si partimos con margaritas negras y un sol que aumenta su luminosidad, estas crecerán, aumentando su superficie de absorción, y calentarán el entorno. A medida que la tierra se caliente, aumentarán sus poblaciones por retroalimentación positiva. Se calentará tanto el entorno que las flores blancas

comenzarán a aparecer entre las negras. Y como las flores blancas reflejan el calor, el planeta se empezaría a enfriar. El efecto acumulado de estas acciones da como resultado el calentamiento de la superficie del planeta cuando está frío, para luego mantenerlo relativamente fresco a pesar del aumento en la luminosidad solar. Por lo tanto, la tasa de crecimiento de las margaritas dependerá de la temperatura global. Análogamente, el sistema terrestre se adapta a las perturbaciones porque, mediante fotosíntesis, la biota reduce el CO_2 y lo mantiene a niveles adecuados. Nótese que aquí no hay una relación entre lo que es adecuado para una especie particular y lo que es adecuado para el planeta. El excesivo crecimiento poblacional de un tipo de organismo puede producir su propio colapso (Bateson, 1979; Margulis, 1998).

Capítulo 4

Síntesis Moderna o Neodarwinismo



Entre 1920 y 1930 la genética mendeliana se había popularizado y convertido en una disciplina que se abocaba a las problemáticas de la herencia, pero que no tenía mucho que decir en relación a la biología evolutiva. Este desacople se derivaba del conflicto existente entre quienes apoyaban la visión atomista mendeliana y aquellos que propulsaban la visión biométrica para analizar la variación continua *(Tabla 4-1)*. El trabajo de Ronald Fisher fue decisivo en este sentido, pues demostró que la variación continua detectada por los mejoradores genéticos podía explicarse mediante los principios mendelianos. Dadas las serias críticas contra la selección natural, porque carecía de una formulación matemática que permitiese cuantificarla, un segundo paso consistió en demostrar que podía explicarse usando la teoría mendeliana *(pp 128)*. El desarrollo teórico de los genetistas poblacionales (S. Wright, J.B.S. Haldane y el propio R. Fisher) suministró las bases matemáticas para erigir una teoría que pusiera fin a las disputas entre los mendelianos y los naturalistas, dando origen a lo que se conoce como Neodarwinismo, Teoría Sintética de la Evolución o Síntesis Moderna. Luego comenzaron los trabajos de laboratorio impulsados por T. Dobzhansky, quien mantenía grupos de *Drosophila melanogaster* en cajas de poblaciones cerradas. Sus contribuciones se basaron en el modelo de equilibrio dialélico de Hardy-Weinberg y le permitieron mostrar el efecto de la selección natural sobre la variabilidad. El supuesto implícito en su modelo experimental es que las poblaciones naturales se comportan de la misma manera que las moscas criadas, alimentadas y manipuladas artificialmente. Supuestamente, *Drosophila* representaba adecuadamente a las

poblaciones animales en la naturaleza, mediante integración de la genética mendeliana básica con la teoría cromosómica de entonces.

Desde el ámbito de la genética poblacional, la síntesis moderna ganó prestigio y adeptos, expandiéndose para tratar de explicar la sistemática biológica y la especiación. El trabajo de E. Mayr en sistemática animal y de G.L. Stebbins en botánica, sentaron las bases para el reemplazo del pensamiento tipológico *(el tipo)*, por uno poblacional. La tipología contravenía el concepto de acervo genético derivado de la genética de poblaciones y además sostenía la inmutabilidad de las especies. Entonces, debía descartarse porque el estudio de la variación que podría medirse, era fundamental para comprender la evolución. Así, el estudio de la variación se constituyó en el primer axioma de la Síntesis Moderna.

Inicialmente, el despliegue de los fósiles se explicaba por vitalismo, aceleración universal del desarrollo y ortogénesis. Esta última interpretación proponía que las especies tendían a variar en una determinada dirección mediante mutaciones dirigidas y misteriosas fuerzas internas. El trabajo del

Genetistas mendelianos	Naturalistas
Pensamiento tipológico. Las poblaciones naturales son uniformemente de tipo silvestre.	**Pensamiento poblacional: las poblaciones naturales son extremadamente variables.**
La variación es discreta: los cambios son discretos y rápidos; la herencia es particulada.	**La variación es continua, los cambios son pequeños y continuos; la herencia es por mezcla.**
La variación ocurre al azar.	**La variación es adaptativa, con influencia ambiental directa y por herencia de caracteres adquiridos.**
La variación geográfica es solo una respuesta fenotípica y, por ende, sin importancia.	**La variación geográfica es genotípicamente importante.**
Las especies son reales y discretas.	**Las especies son geográficamente variables; pueden existir formas transicionales entre dos especies.***
Las nuevas especies aparecen de improviso y por saltos.	**Las especies aparecen gradualmente.**

* En estos casos, el concepto politípico ha reunido taxa que anteriormente había descrito como especies separadas.

Tabla 4-1 La era de la controversia

Creencias mantenidas por los Genetistas Mendelianos (1900-1930) y sus contemporáneos Naturalistas. El texto en negritas indica el conocimiento que el neodarwinismo considera correcto según sus premisas fundamentales.

paleontólogo George Gaylor Simpson interpretaba el registro fósil de acuerdo al neodarwinismo, explicándolo como resultante de tres agentes microevolutivos (mutación, recombinación y selección). Ello dió apoyo adicional a la síntesis y a la idea darwiniana de que la macroevolución es microevolución extendida. Finalmente, la separación entre germoplasma y somatoplasma demostrada por A. Weismann, dio nuevas herramientas para entender la trasmisión hereditaria y exorcizar la herencia adquirida de los caracteres, propulsada por Lamarck. Sin embargo, el lamarckismo continúa vigente dentro del neodarwinismo, en la forma de hipótesis ecológicas o ambientales propuestas para explicar las radiaciones adaptativas *(p 570).*

El neodarwinismo ha asegurado su rol histórico como marco teórico durante 150 años. En su formulación más escueta, sostiene que el mecanismo que dirige el proceso evolutivo es la selección natural, fundamentada en una sobreproducción de la descendencia, su variación y la herencia. En lo referente a la variación, su origen se explica por mutaciones aleatorias y los nuevos fenotipos mantienen su distinción mediante el aislamiento reproductivo. Basado en las predicciones genético-poblacionales, el cambio evolutivo se ajustó al gradualismo filético propuesto por Darwin. Esta aserción sostiene que los cambios evolutivos son lentos, graduales y continuos dentro de cada linaje. Es decir, el cambio es anagenético y la macroevolución resulta de la sumatoria de pequeños cambios microevolutivos. No existe un mecanismo diferente para la macroevolución como proponía Goldschmidt (1940).

Para sus adeptos, el significado epistemológico de la teoría sintética descansa en tres principios básicos –causa [agencia], eficacia y alcance– que diferencian la selección natural de una maquinaria ciega. La *causalidad* apunta a que el mecanismo (selección natural) sea suficiente para dirigir el proceso evolutivo y las tendencias observadas. La *eficacia* se refiere a la capacidad del mecanismo para generar novedades evolutivas (y eliminar a los maladaptados), mientras que el *alcance* tiene que ver con la capacidad del mecanismo para explicar los procesos micro y macroevolutivos (Gould, 2002).

Respecto de la causalidad, el neodarwinismo sostiene que la selección opera solo a nivel del individuo y que los organismos suministran la materia prima mediante variaciones aleatorias, porque el contexto epigenético carece del empuje para modificarlo desde adentro. Como teoría funcional, las adaptaciones se originan porque *el ambiente propone y la selección natural dispone.* En relación a las tendencias, la selección natural es un efector ambivalente. Por un lado, promueve individuos con mayor adecuación biológica mediante acumulación de mutaciones favorables. Por el otro, elimina los inadecuados en la lucha por la existencia.

Respecto de la eficacia, el neodarwinismo es una teoría funcional basada

en la primacía de las adaptaciones moldeadas por la selección natural. Así, el ambiente se convierte en el factor causal que controla el modo y la dirección del cambio evolutivo. Una vez que se origina un rasgo adaptativo, las mutaciones solo serían deletéreas, de modo que, para seguir adaptándose a las nuevas condiciones ambientales, debería producirse variabilidad ventajosa (Wagner y Laubichler, 2004). Sin embargo, el neodarwinismo no reconoce las ventajas que provee la hibridización.

En relación al alcance, los procesos micro y macroevolutivos se explican mediante la dinámica poblacional de los genes y sus alelos, de modo que la especiación resulta ser una acumulación de adaptaciones. Un ejemplo hipotético clásico ilustra este modo de pensamiento. Supongamos que una población de lagartos habita un valle que de pronto es dividido por un río. Los segmentos poblacionales de ambas riberas quedan separados tan eficazmente que las diferencias bióticas y ambientales a cada lado incidirán en fuerzas selectivas distintas. Como resultado, se promoverán adaptaciones también diferentes que, con el tiempo, impulsarán una divergencia cada vez mayor. Finalmente, el aislamiento reproductivo surgirá como una respuesta adaptativa a las condiciones ambientales: los desadaptados mueren y los más adecuados, sobreviven. Entonces, para el neodarwinismo, la especiación es consecuencia de un esquema adaptativo que desplaza a los organismos hacia la optimización. Esta trampa ha acarreado muchos dolores de cabeza al paradigma hegemónico.

Adaptacionismo

Las ideas de Darwin *(Figura 1-3)* señalaban que la selección natural moldeaba las adaptaciones organísmicas y que su rol creativo era suficiente para impulsar el cambio fenotípico y dar cuenta así de la biodiversidad del planeta. Recordemos que la mecánica básica de la selección natural se apoya en la sobreproducción de descendientes, variación y herencia. Para Darwin, la selección operaba sólamente a nivel organísmico de modo que la extrapolación de los mecanismos microevolutivos a través del tiempo geológico era suficiente para explicar la complejidad, disparidad anatómica, planes corporales y jerarquía organizacional de la vida. El organismo entrega el material básico mediante mutaciones aleatorias, sin reacción interna que module el flujo de su propio cambio. Como respuesta funcional, todo cambio es de naturaleza adaptativa y la evolución se convierte en adaptación. Esta primacía confiere causalidad al ambiente, que controla activamente el modo y dirección del cambio evolutivo.

El énfasis en la adaptación como descriptor de la historia de la vida produ-

jo una paradoja urticante, notada por T.H. Morgan a principios del siglo XX. Es decir, el cambio evolutivo depende de la reproducción diferencial adaptativa, la que a su vez aumentaba la adecuación promedio de la población para sobrevivir y reproducirse. Esta recursividad de argumentos equivale a la sobrevivencia de los sobrevivientes. Representa una transgresión lógica que se conoce como *programa adaptacionista,* porque considera a los organismos sumergidos en una carrera de optimización perenne (Gould y Lewontin, 1979; Lewontin, 2000). Por ejemplo, si los nichos ecológicos son definidos por los organismos, el escenario evolutivo se inicia con una adecuación perfecta que no deja espacio para la adaptación. Entonces tenemos que presumir que la adaptación es perfecta en nuestra definición e imperfecta en la naturaleza. Parece más sensato suponer que los organismos se diferencian y crean ciclos autoperpetuantes. Los ciclos no corresponden a necesidades absolutas, pues muchos han desaparecido cuando se han extinguido las especies, pero la vida ha continuado (Barbieri, 2003). La optimización neodarwiniana está implícita en los modelos ecológicos de competencia y predación. Respecto de la competencia, la especie que posee mayor adaptación biológica desplaza a las otras. La interpretación clásica de la extinción de los grandes mamíferos sudamericanos, luego de la formación del Istmo de Panamá, ha utilizado la habilidad competitiva de la fauna norteamericana y persistencia solo de los linajes óptimos.

Tal como la relación parásito-hospedador, la competencia se interpreta como un equilibrio de fuerzas que se cobija bajo el principio de exclusión competitiva. Mediante desplazamiento de caracteres, los contendores optimizan la sobrevivencia y evitan la competencia por ciertos recursos supuestamente limitados. El principio de exclusión predice que dos especies que utilicen el mismo recurso no podrán ocupar el mismo nicho. Y si lo hacen, la selección natural divergente promoverá una rápida diferenciación de caracteres a fin de evitar la competencia. Para invocar este principio se utilizan las diferencias morfológicas entre especies simpátricas. Sin embargo, el principio de exclusión no es el factor causal de diferenciación interespecífica, sino una interpretación que describe el desplazamiento de caracteres. Aparentemente, la exclusión competitiva es un epifenómeno de la hibridización, que genera diferencias morfológicas en la descendencia.

Bajo el prisma adaptativo neodarwiniano, la predación es un factor que elimina individuos de las poblaciones. El escenario de predación se inicia con un predador eficaz que, al eliminar las presas menos alertas o con atributos anatómicos subóptimos, promueve una respuesta de huída más eficaz y rápida. El modelo supone una respuesta adaptativa similar en ambos actores, cuya respuesta ha evolucionado como un sistema poligénico sometido a selección direccional. Entonces, la presión de predación modifica el prome-

dio poblacional de la presa. A su vez, la presa incide en el predador mediante selección positiva de los más eficaces. El ciclo de respuestas adaptativas del predador sería el detonante de la respuesta de la presa y desencadena la *coevolución.* No obstante, la coevolución carece de explicación causal y lo que se afirma es la descripción e interpretación de una correspondencia evolutiva de sucesos cuyo mecanismo percutante aun no se comprende.

Sin duda que la ecología ha servido de mucho apoyo a la síntesis evolutiva moderna, toda vez que entrega información precisa sobre el ambiente y las relaciones interespecíficas (predación, competencia, simbiosis, etc). Gran parte de este conocimiento ha establecido principios microevolutivos basados en inductivismo y correlación de variables. Esta aproximación infiere el proceso mediante cuantificación del patrón (diseño). Es decir, por el resultado se infieren las causas. En un nuevo giro que requiere comprender las relaciones causales entre el organismo y el ambiente, la ecología molecular al menos permite poner a prueba tales relaciones, tenidas por ciertas.

El gradualismo filético

El gradualismo filético tiene una larga data pues Darwin sostuvo que, si la gradualidad del registro fósil se desacreditaba, toda su teoría sería rechazada. Por lo tanto, sus seguidores se dedicaron a buscar series fósiles continuas que mostrasen rasgos intermedios como eslabones de unión entre su aparición y el desarrollo final. Consecuente con lo anterior, la ausencia de cambio morfológico *(stasis)* se consideraba carente de información y la ausencia de morfologías intermedias se atribuía a imperfecciones del registro fósil (Gould y Eldredge, 1977).

El gradualismo filético no niega la especiación, pero tampoco le atribuye un rol preponderante en la conducción de las tendencias evolutivas. Las tendencias pasan a ser gradientes de caracteres bioestratigráficos que originan una serie morfológica por extrapolación. Estas series corresponden a las famosas líneas punteadas que unen linajes en las representaciones paleontológicas. Como la especiación no conlleva cambios en la dirección o aceleración del proceso, el componente direccional no se promueve. Por lo tanto, la especiación pasa a ser una extensión de adaptaciones favorables en varios linajes, lo que ayuda a su propagación. Al final de su existencia arbitraria, las especies terminan siendo fenotípicamente más similares a sus descendientes que a sus ancestros. Este esquema genera un absurdo que consiste en aceptar que la última generación de un ancestro queda reproductivamente aislada de sus propios descendientes. Aun más, el gradualismo irrestricto implica que las especies no tienen un origen definido ya que divergen de sus ancestros a

la misma tasa. Por lo tanto, no hay un punto de inflexión o quiebre en la representación gráfica del fenómeno. La sistemática filogenética introducida y defendida por Hennig resolvió este problema táctico al proponer que las especies tienen una duración que abarca dos nodos de bifurcación. El primero señala el origen y el otro, la extinción. La adhesión irrestricta a esta metodología ilustra su propia imposibilidad de explicar la reticulación.

El gradualismo que opera en la dinámica genético-poblacional ha llevado a suponer que la historia de la vida en todos sus niveles (incluyendo la especiación, la extinción y la macroevolución) puede explicarse por procesos poblacionales. El éxito de estas investigaciones llegó a tal grado de arrogancia que se proclamaba que la evolución son cambios en las frecuencias alélicas y consecuentemente debía estudiarse solamente a nivel poblacional. Este sesgo incidió además en que la paleontología y la embriología no fuesen bien acogidas por la síntesis moderna. Aparentemente, el registro fósil solo servía para reconstruir la historia de animales y plantas. La embriología, por su parte, ponía de manifiesto las diferencias en los procesos epigenéticos del desarrollo, pero lo que interesaba al neodarwinismo eran las similitudes y el parentesco estrecho entre adultos, no el proceso que los produce. Un énfasis sin duda limitado si se pretende explicar la disparidad morfológica que nos asombra.

Equilibrios intermitentes

El inductivismo que subyace a la doctrina del gradualismo filético originó un círculo vicioso en la paleontología porque su marco conceptual obligaba a ver el mundo a partir de los resultados para inferir la causa. Al prescribir una interpretación considerada como un resultado informacionalmente rico, el gradualismo filético se convirtió en un dogma irrefutable que fortalecía la premisa inicial. Aunque muchos creían que esa interpretación de los hechos era una confirmación independiente de la teoría, solo corroboraba la afirmación inicial. Actualmente sabemos que la especiación es mayoritariamente alopátrica y que ocurre más frecuentemente en pequeñas poblaciones locales, aisladas *(Capítulo 6).* La interpretación de los datos paleontológicos requiere una lectura diferente.

Si una nueva especie se forma localmente, el registro fósil del descendiente no es necesariamente simpátrico con aquel del ancestro. Y si la teoría predice que la nueva especie exhibirá un quiebre morfológico acentuado en relación a la ancestral, la gradación de fósiles sería una quimera. Considerando las múltiples discontinuidades del registro fósil, parecía que la historia evolutiva no era un despliegue continuo de morfologías sino una secuencia de equilibrios

homeostáticos, perturbados por eventos de especiación rápidos y episódicos *(Figura 4-1).* Claramente, era necesario formular una nueva teoría en donde las observaciones y los datos sirviesen para poner a prueba la hipótesis gradual y examinar sus predicciones y consecuencias mediante el método hipotético-deductivo.

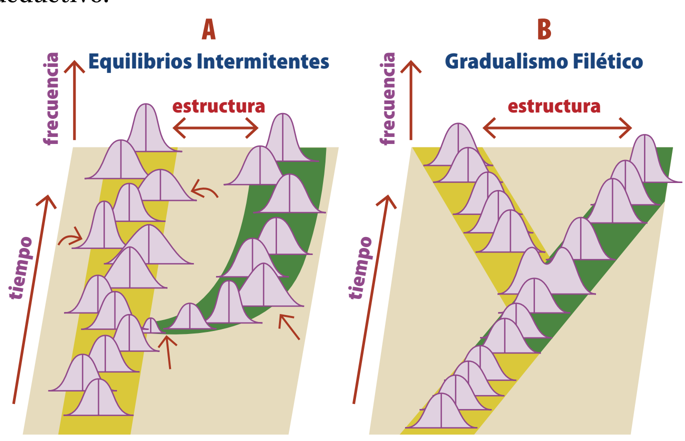


Figura 4-1 Cambio intermitente v/s gradual

Formas alternativas de cambio evolutivo: **A)** Equilibrios Intermitentes; **B)** Gradualismo Filético. Para los Equilibrios Intermitentes, el cambio morfológico está asociado a los eventos de especiación. Como resultado, la tasa de cambio es alta durante la formación de especies y es prácticamente nula durante los millones de años de *stasis*. Para el Gradualismo Filético, el cambio es gradual y continuo. No está asociado a los eventos de especiación porque se presume que la diferenciación morfológica ocurre más o menos constante. Las distintas especies se muestran con diferente color de fondo, amarillo y verde *(basada en Vrba, 1980).*

Este vacío lo llenó la Teoría de los Equilibrios Intermitentes, formulada por Eldredge y Gould (1972). Sus enunciados sostienen que, aunque el cambio morfológico puede ocurrir gradualmente, también lo hace sincopadamente. Para que esta geometría de diversificación continúe, se precisa una alta tasa de cambio durante la especiación y que se mantenga en equilibrio durante la existencia de las especies. Así, los largos períodos de invarianza morfológica *(stasis)* serían interrumpidos por rápidos cambios adaptativos (en tiempo geológico) que ocurren durante la especiación *(Figura 4-1).* Como resultado de las tasas diferenciales, el registro fósil debería mostrarse algo incompleto, ya que es más probable que la fosilización ocurra en los largos períodos de *stasis* que en los rápidos eventos de especiación. A diferencia del gradualismo filético, los equilibrios intermitentes sostienen que la *stasis* es informativa e indica homeostasis del desarrollo e invarianza ambiental. En estas condicio-

nes se promovería un régimen de selección normalizante que estabilizaría la morfología.

Los equilibrios intermitentes no especifican ningún modo de especiación determinado, aunque la especiación peripátrica es consistente con la propuesta de los equilibrios intermitentes por ser evolutivamente rápida. Como el componente filético no dirige las tendencias evolutivas, las nuevas especies fósiles aparecen ya con sus diferencias establecidas y no cambiarán de ahí en adelante. La tasa acelerada de cambio durante la especiación se explicaría por cladogénesis en pequeños grupos *(demos)* geográficamente aislados y no por anagénesis en todas las poblaciones de una especie. Estas condiciones demográficas permitirían cambios aleatorios en las frecuencias alélicas inducidas por deriva génica. Respecto de la macroevolución, los equilibrios intermitentes no requieren ni implican macromutaciones ya que el cambio es la consecuencia geológica de la alopatría (Gould, 1982). La hibridización de linajes genera diferencias en condiciones de simpatría. Es un fenómeno genético rápido que se estabiliza pronto y que luego permanece invariable.

Selección de especies

En **La Estructura del Pensamiento Científico,** Gould (2002), describe el origen y desarrollo del pensamiento evolutivo. Aparte de señalar los hitos y logros de la síntesis neodarwiniana, también repara en los sesgos que han dogmatizado aspectos cruciales de la teoría. Por ejemplo, rechaza la causalidad centrada en los organismos y la cambia por una que actúa simultáneamente en niveles emergentes caracterizados por *individuos* bien definidos y jerarquizados *(i.e.,* genes, linajes celulares, organismos, demos, especies y clados). Esta jerarquización retiene el énfasis darwiniano en la selección como mecanismo central del proceso evolutivo. Más importante aun, sostiene que las tendencias evolutivas pueden originarse por otras causas y no solamente por selección direccional. Por ejemplo, si las especies de un clado difieren en la tasa de origen (o extinción) en relación al punto medio de diversificación, el resultado neto es la mayor representatividad de un linaje respecto del otro. Entonces, las tendencias serían producto de la selección de especies, que opera vía *nacimiento diferencial y muerte diferencial* de las mismas, consideradas como individuos *(Figura 4-2).* Esta elección o sorteo dirige las tendencias dentro de los clados análogamente a como la selección natural afecta el nacimiento y muerte de los organismos. Entonces, si las especies son estables y de larga vida, la tendencia evolutiva resulta de su éxito diferencial porque las especies se consideran individuos y la especiación equivale a la reproducción. Además, el modo aleatorio de la especiación toma el lugar de la mutación,

mientras que la selección de especies equivale a la selección natural individual. Así, los equilibrios intermitentes no implican ningún mecanismo diferente y solo amplían el rol de la selección natural a varios niveles jerárquicos.

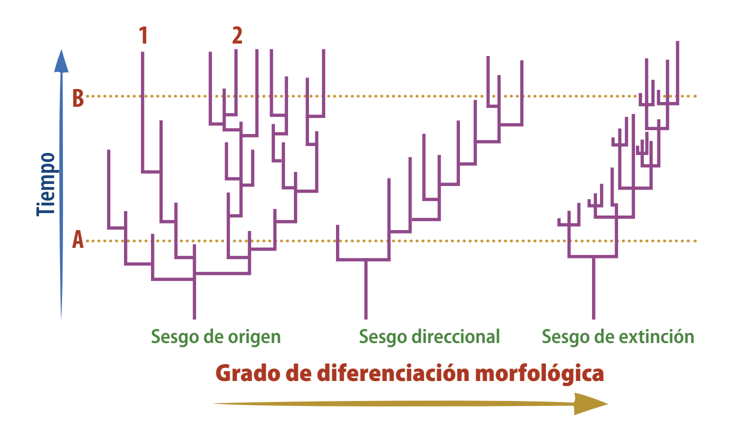


Figura 4-2 Tendencias evolutivas según los equilibrios intermitentes
A la izquierda, el sesgo de origen. El proceso se inicia en el momento A, con dos tipos de especies igualmente ramificadas dentro de cada clado. En el momento B, los descendientes aun permanecen, pero la especiación diferencial permite que un tipo domine el clado. **Al centro, la tendencia se origina por sesgo de dirección.** La especiación ocurre más frecuentemente a la derecha que a la izquierda. **A la derecha, sesgo por extinción.** Ambos tipos de especies dan origen a dos linajes, pero los de la derecha persisten por más tiempo que los de la izquierda y ayudan a potenciar la tendencia. El origen (nacimiento) y la muerte (extinción) son formas de selección de especies. A nivel de especies, el sesgo de origen es el equivalente macroevolutivo de la presión mutacional, que opera en las poblaciones *(basada en Gould, 1982).*

Gould concuerda con la visión de Hennig (1956) y especialmente con Hull (1997) en el sentido de que las especies pueden tratarse como individuos en vez de clases. Esta concepción se opone a la tradición de considerarlas como categorías abstractas, definidas solo por la similitud formal del contenido y no por su continuidad histórica. La extensión filosófica que liga formalmente el concepto de especie con individuos requiere una correspondencia con los atributos fundamentales de los organismos. Para considerar individuo a una entidad material, esta debe tener un inicio (o nacimiento) y un final (o muerte) discretos y definibles. Pero estos supuestos atributos les son conferidos mediante metonimia (o trasnominación). Con esta figura semántica, se designa una cosa o idea con el nombre de otra, sirviéndose de alguna relación existente entre ambas. En este caso, el nacimiento se equipara con el origen y

su muerte, con la extinción *(Figura 4-2).*

También la entidad debe tener suficiente estabilidad y constancia morfológica durante la vida para reconocerla como tal en distintos momentos. Curiosamente, muchos evolucionistas aun no se han percatado de lo que implica la sistemática filogenética en lo referente a las especies. La concepción de Hennig (1956) es ampliamente usada como herramienta de inferencia filogenética y reconoce y define a los taxa como individuos históricos discretos, separados por eventos de ramificación, no como clases con propiedades esenciales. El cladismo sostiene que ninguna especie sobrevive la especiación, de modo que ambos linajes reciben nuevo nombre después de la dicotomización.

Al expandir la individualidad, el concepto adimensional de especie de Mayr (1963) dio paso a entidades discretas, con nacimiento y muerte. Como consecuencia, se desacopla la macroevolución de la constricción extrapolacionista y se transforma en un proceso evolutivo intrínsecamente diferente. Este cambio de perspectiva permitiría resolver paradojas tan antiguas como el origen de la sexualidad. Al respecto, los argumentos tradicionales sostienen que el origen de la reproducción sexual se debe a los beneficios adaptativos que aporta (aunque esta explicación apunta más bien a los efectos de la sexualidad más que a sus causas). No obstante, si pensamos en la selección de especies, los taxa sexuados no serían más numerosos por sus ventajas adaptativas sino porque su tasa de especiación es mayor que la de los taxa asexuados. Continuando con las metonimias, Eldredge y Gould (1972) sostienen que un análogo macroevolutivo de un estratega **r** sería un clado que consistentemente produjese muchas especies. El análogo a un estratega **k** sería uno que originase especies resistentes a la extinción, ya sea por habilidad competitiva o porque ha sobrevivido azarosamente a las extinciones masivas. La teoría de niveles múltiples de selección no es solo un barniz al neodarwinismo. De hecho, Lamarck sustentaba sus ideas en una jerarquía causal que contrastaba el progreso con la diversificación. Darwin combatió explícitamente esas ideas con su predilección por un solo nivel, basada en la extrapolación de resultados locales.

El estudio de las extinciones masivas por catastrofismo ha impuesto serios desafíos a la idea darwiniana sobre el origen de los diseños macroevolutivos en el registro fósil. Pero no todos los biólogos están convencidos de cuál es la unidad evolutiva porque, aunque coinciden en reconocer que las especies son entidades naturales, estas no pueden cambiar por sí mismas dado que son conceptos, no cosas (Bunge, 2004).

Respecto de las adaptaciones y la canalización del proceso filogenético, el neodarwinismo enfatiza causas estructurales e internas. Como el externalismo, sumado al funcionalismo de las adaptaciones, no puede explicar las

direcciones filéticas, Gould (2002) propone una teoría jerárquica de la selección natural que se amalgame con la biología del desarrollo, que puede dar mejor cuenta de las modificaciones y tendencias macroevolutivas. Esta nueva visión correspondería a un darwinismo superior y su desarrollo requeriría transformar varias presunciones claves del paradigma clásico. Según sus palabras: *Nothing about microevolutionary population genetics, or any other aspect of microevolutionary theory, is wrong or inadequate at its level ... But it is not everything* (Gould, 1982).

El neodarwinismo impulsó la investigación en un área un tanto retrasada, pero muchos aspectos de su edificio conceptual se han modificado, expandido o sobrepasado.

La darwinización de Mendel

Mendel no menciona a Darwin en su famoso artículo sobre *Pisum,* aunque sí lo hizo en sus cartas al famoso botánico suizo Karl von Nägeli y en su trabajo sobre *Hieracium,* publicado en 1870. En la introducción explica que su objetivo es *contribuir a la controversia evolutiva de su tiempo porque la historia de las formas orgánicas no podía subestimarse.* Consecuentemente, Mendel no escribió su investigación ignorando las ideas de Darwin. Su trabajo corresponde al de un hibridizador (como él se definía) y su actividad de interés no lo distrajo en absoluto de reconocer que *la herencia era un proceso distinto de la evolución* (Hartl y Orel, 1992).

Las ideas de Mendel se adscriben a una forma modificada de la doctrina de la creación especial, inicialmente propuesta por Linneo. Por lo tanto, hay que desmitificar la importancia primordial que se le atribuye a la ley de segregación de Mendel como apoyo al darwinismo. Esta ley no se encuentra en ninguno de sus artículos ni en su correspondencia científica ni en ninguna otra declaración que se le pueda atribuir (Callender, 1988). La ley de la segregación ha servido para obliterar la distinción que Mendel sostuvo reiteradamente entre los dos grupos de plantas híbridas: los *híbridos variables* en los que ocurre segregación e *híbridos constantes,* en los que la segregación no ocurre. La persistente negativa frente a esta distinción ha llevado a interpretar el trabajo experimental de Mendel de manera totalmente opuesta a su intención original; error tan grave como la confusión respecto a sus dos importantes categorías teóricas (reversión y transformación), que ha convertido gran parte del trabajo de Mendel en algo simplemente incomprensible.

De todo esto se puede concluir que: **1)** Mendel no enunció una *ley de la segregación* que pudiese ser aplicable a todas las plantas, consideró con toda claridad que la segregación era un fenómeno que caracterizaba a los híbri-

dos; **2)** a diferencia de la opinión generalizada, Mendel aceptaba el fijismo de las especies, pero reconocía que en ciertos casos las especies podían formarse por hibridización; **3)** sus investigaciones en *Hieracium* no intentaban corroborar sus resultados en *Pisum,* sino probar la existencia de híbridos constantes y su rol en la formación de nuevas especies; de este modo, contribuía al fervor surgido luego de la publicación de **El Origen de las Especies; 4)** el pensamiento de Mendel era una forma sofisticada de la doctrina de creación especial, en abierta oposición a Darwin; **5)** el mito del Mendel darwiniano mediante negación de su intención original es producto de los historiadores de la ciencia, no de la historia científica en sí (Callender, 1988).

Otras conclusiones señalan que Mendel conoció las ideas de Darwin por 1860, aproximadamente. Tenía ya el marco conceptual para que su programa experimental se correlacionase con su metodología, pero adhería a la doctrina de la creación especial. La teoría de Darwin se basaba en la sobrevivencia y reproducción diferencial, mientras Mendel lo hacía sobre la igualdad a través de los estadios del ciclo de vida y la *stasis* generacional. Es decir, gametos iguales se unen al azar para formar cigotos que se desarrollan para formar plantas iguales que se reproducen de forma igual, generación tras generación. A diferencia de los conceptos darwinianos de variación continua, mutación y herencia suave, Mendel expuso la variación discontinua y una herencia dura, sin mutación (Bishop, 1996).

Estas opiniones concuerdan con las de Sapp (2009a, b), quien comenta que las ideas de William Bateson (sobre el mendelismo como una doctrina de evolución discontinua) fueron desacreditadas por Ronald Fisher, uno de los pilares de la genética poblacional. Fisher hizo un examen detallado de los experimentos de Mendel y reinterpretó su visión sobre la evolución, convirtiéndolo en un perfecto darwiniano. Al mismo tiempo, impugnó a W. Bateson por haber desdibujado deliberadamente el trabajo de Mendel y engañado a los científicos, distorsionando la historia para favorecer sus propios intereses. Así, los primeros genetistas crearon un mito para reforzar la creencia de que las leyes de la herencia son obvias para cualquiera que las mire detalladamente (Hartl y Orel, 1992). Mendel se oponía a la descendencia con modificación y es inconcebible que muchos mantengan que concordaba con Darwin. Es a todas luces fantasioso que un sacerdote amante de su orden religiosa estuviese apoyando abiertamente la teoría de quien había estado evitando publicarla por sus implicaciones políticas y heréticas hacia la religión (Bishop, 1996). Los estudiosos de la actualidad concuerdan en que Mendel no era darwinista como nos lo muestran, sino un sacerdote proveniente de la tradición de los hibridizadores (Sapp, 2009a).

La neodarwinización de la ecología

Con sus ensayos de la década de 1950, G. Evelyn Hutchinson expuso las bases para una teoría fundamental de la ecología (Hutchinson, 1959). Sus estudios en dos especies de un insecto acuático (género *Corixa)* mostraron pequeñas diferencias de tamaño. De ello, dedujo que las especies estrechamente relacionadas debían competir intensamente por el alimento y se preguntó cómo podrían coexistir. A partir de esta reflexión se preguntó algo más general con respecto a cómo las especies similares podían vivir una al lado de la otra. Su respuesta fue que las especies estrechamente relacionadas que comparten el hábitat tienden a evolucionar de forma que acentúen sus diferencias. Es decir, la competencia actuaría como el detonador de la diferenciación. Entonces, dos especies de pinzón pueden competir por el mismo recurso alimentario limitado y los genes que permitan explotar un recurso menos escaso aumentarán en frecuencia. Consecuentemente, los pinzones desarrollarán picos aun más grandes hasta que sea imposible para una especie coger las semillas que son demasiado grandes para la otra, más pequeña. Así, concluyó que a menos que los apéndices alimentarios (picos de las aves, garras o dientes de los mamíferos) difirieran en una proporción de al menos 1–1,3 no podría darse la coexistencia pacífica entre las especies, simpátrica y sintópicamente. Su inducción se basó en datos obtenidos de algunos conjuntos de pájaros y mamíferos. El resto fue aportado por la suposición de que ciertos genes permiten a esos individuos explotar los recursos y pasar dichas características a la descendencia.

Los ecólogos rápidamente aceptaron la razón 1,3 como la relación de tamaño mínima para la coexistencia entre especies relacionadas y rápidamente la convirtieron en la piedra angular de la teoría ecológica (Simberloff y Boecklen, 1981). Posteriormente, Robert MacArthur y colaboradores construyeron una teoría matemática que intentaba simular la interacción entre dos especies. Sus ecuaciones eran seductoramente simples, diseñadas para reflejar a cada momento la competencia por los recursos limitados. El resultado de la interacción dependía del tamaño poblacional relativo de las dos especies interactuantes. La tasa intrínseca de crecimiento poblacional, la capacidad de carga del ambiente y sus recursos, reflejaban el efecto de una especie sobre la otra en la economía de la naturaleza.

Para muchos ecólogos, la construcción teórica de la competencia se basa en evidencias débiles, presunciones no examinadas y una lógica circular, de modo que el edificio teórico construido por MacArthur es en gran medida irrelevante respecto del funcionamiento de la naturaleza. Los modelos matemáticos han sido pulidos y muchos han olvidado que están examinando las

propiedades simplificadas de un modelo irreal, pero no la naturaleza misma. Porque si convertimos a la competencia en el único factor incorporado en los modelos matemáticos, la visión natural que se desprende la convierte en el agente modelador exclusivo del mundo natural. La competencia simplemente no encaja en la visión de una naturaleza bien balanceada ni tampoco en la noción de un creador omnipotente y benevolente. Por ejemplo, Linneo reconoció en el siglo XVIII que las poblaciones podían sobrepasarse hasta agotar sus recursos, pero consideraba que esto ocurría muy raramente e indagó las formas en que la naturaleza podía prevenirlo.

Como la competencia entra en conflicto con las más antiguas creencias de la humanidad sobre el orden natural, tal aspereza explicaría parcialmente por qué el problema ha sido desdeñado. Ciertamente no es tan terrible que los animales se devoren unos a otros o se causen daños en una lucha sin cuartel. El hombre ha encontrado la forma de reconciliar esta trampa mediante sus creencias religiosas. Pero en la naturaleza la vida se alimenta de vida.

Posteriormente, Darwin y Wallace tomaron esas observaciones y las convirtieron en la fuerza conductora de la evolución. Sin embargo, la competencia que ellos proponían era intraespecífica, mientras que la visión de Hutchinson y su ecología teórica era fundamentalmente interespecífica. El desplazamiento de los caracteres de especies que comparten el hábitat parece evolucionar en distintas direcciones y fue considerado en todos los medios como prueba viviente de la preponderancia de la competencia. ¿Pero, cuán sana es esta lógica? Hasta hace poco, nadie se atrevía a señalar que la ley de Hudchinson carecía de sustento. Y si tanto trabajo teórico y empírico estaba errado, ¿qué podríamos decir confiadamente sobre el rol de la competencia interespecífica? Pero el desplazamiento de caracteres es la consecuencia, no la causa que la evita.

La competencia no es la fuerza principal que determina la estructura ecológica. Bien puede ser el parasitismo, la predación, las enfermedades, etc. Las razones parecen enraizarse en una suerte de atracción filosófica y religiosa por un balance de la naturaleza. Para griegos y romanos, el balance era endógeno y una vez que el creador puso en marcha al universo, este se habría desplegado suavemente *per seculae saeculorum.* En cambio, el dios de la competencia intervenía constantemente balanceando las catástrofes ecológicas y los efectos exógenos causados por él mismo. Con el inicio de la reforma, el énfasis se desplazó hacia los mecanismos homeostáticos. Pero el balance todavía tenía un trasfondo religioso donde la intervención divina en cierto sentido establecía y mantenía el equilibrio. Entonces, ¿cuáles eran las fuerzas homeostáticas endógenas que mantenían el balance natural? ¡Y la competencia salió al rescate! Si las poblaciones de una especie se desbocaban demo-

gráficamente, la competencia restablecía el sistema desestabilizado. Por el contrario, si el tamaño poblacional disminuía, las presiones competitivas actuarían para estabilizarlo. En resumen, el pensamiento humano transformó la competencia desde una fuerza contraria al balance de la naturaleza en el principal agente para mantenerlo (Simberloff, 1984b). Tal pensamiento es del mismo tenor que el de Adam Smith *(p 547)*, para quien la competencia se convierte en la *mano invisible* que regula la economía de la naturaleza.

La ecología de poblaciones se desarrolló desde las abstracciones ideales de la genética poblacional. El modelo logístico de crecimiento describe las relaciones predador-presa o parásito-huésped, basándose en el mítico principio de *exclusión competitiva.* El mito del balance de la naturaleza aun persiste en la conciencia popular y en casi todos los ecofisiólogos (Simberloff, 1981, 1984a).

Frente a la pregunta fundamental de cómo el mundo físico se relaciona con la evolución, hay una variedad de hipótesis. Entre ellas, la de *la Reina Roja* de Van Valen sostiene que los cambios bióticos son las fuerzas que dirigen la evolución. Argumentó además que los cambios evolutivos logrados por una especie causan las desventajas de otra, retrotrayéndose de la economía de la naturaleza propulsada por Darwin y Fischer. Por otro lado, los efectos negativos de la adaptación de una especie sobre otra con la que interactúa, generan una suerte de carrera evolutiva incesante en la cual el perfeccionamiento adaptativo perenne es la única forma de evitar la extinción. La hipótesis de la Reina Roja involucra procesos ecológicos microevolutivos para explicar los patrones macroevolutivos, pero no sus procesos (Voje y cols., 2015).

En una reevaluación de la teoría evolutiva, Pigliucci (2007) sostiene la necesidad de un marco conceptual más amplio que contenga, entre otros, la visión Evo-Devo y una teoría de la herencia más incluyente que pueda acomodar los procesos no mendelianos (Koonin, 2009; Danchin y cols., 2011). En dicha teoría expandida, se espera que la teoría de la complejidad juegue un rol importante, pues no supone linearidad sino interacciones jerárquicas (Davidson y Levine, 2008; Erwin y Davidson, 2009; Weber, 2011). También sugiere que se reevalúen los niveles de selección y se incluya a la ecología como parte de la explicación evolutiva y no como un apéndice ambiental, laxamente descrito y secuestrado por un adaptacionismo impropio (Jablonski, 2000; Pigliucci, 2009). En relación al contexto ecológico en que se despliega el fenotipo, Eco-EvoDevo considera al ambiente como un agente normal en el origen de la forma (Gilbert y Epel, 2009).

Capítulo 5

Equilibrio Poblacional



La síntesis evolutiva emergió entre 1930 y 1940 con el objetivo de resolver los problemas que había suscitado la selección natural. El concepto de síntesis fue introducido por Julian Huxley (1943) para indicar que la evolución podría explicarse por selección natural actuando sobre la variación resultante de mutaciones génicas y recombinación. Esta nueva unificación se basaba en la división funcional del trabajo, donde cada especialidad proveía algo que le faltaba a las otras (Francis, 2007).

Los primeros genetistas (Hugo De Vries, Wilhelm Johanssen, William Bateson y Thomas Hunt Morgan) compartían la idea de que las especies y variedades aparecían rápidamente por saltos más que por alguna mutación repentina. Los estudios de De Vries en *Oenothera lamarckiana,* algunos resultados de Mendel y los experimentos de Johanssen, parecían apoyar el saltacionismo, refutado más tarde. De acuerdo a la síntesis darwiniana, la evolución no era impulsada por mutaciones pequeñas o grandes sino por el tamaño de las poblaciones y su acervo génico. Las poblaciones naturales contenían mucha variación hereditaria y por lo tanto las nuevas mutaciones, aunque raras, eran la fuente directa de variación que reponía la que se iba perdiendo por selección.

La unión del darwinismo con el mendelismo usó las matemáticas para determinar los cambios en las frecuencias génicas, y deducir principios que permitieran hacer predicciones cuantitativas. Como el matemático Ronald Fisher no vio ningún conflicto entre Mendel y la selección natural *(p 128)* y se propuso demostrar que no existían objeciones. Al respecto, en su libro **La**

Teoría Genética de la Selección Natural (1930) desarrolló un análisis matemático-determinista que establecía las leyes evolutivas a la par de lo que hacía la física. En la segunda parte de su libro se concentró en objetivos eugenésicos y propuso incentivar los subsidios familiares para gente de belleza, intelecto, salud y talento superiores (Sapp, 2009b).

Fisher enfatizó que el mendelismo podía explicar la teoría de Darwin al refutar la herencia mezclada. Argumentaba que si eso fuese verdad, la variación heredable disminuiría a la mitad en cada generación. Consecuentemente, se requeriría una cantidad colosal de nueva variación en cada generación; en cambio el darwinismo conservaba la varianza en las poblaciones. También rechazó el argumento neodarwiniano de aquellos que creían en las macromutaciones, y asimismo los de quienes argumentaban que las variaciones pequeñas e imperceptibles no otorgaban ventaja selectiva. Así por ejemplo, si un cambio de 1 mm tiene un determinado valor selectivo, un cambio de 0,1 mm tendría un valor de 1/10; una lógica lineal acérrima. Ese cambio no podía ignorarse aunque lo considerásemos despreciable. Entonces, la tasa a la cual una mutación aumenta numéricamente a costa de su alelo, dependerá de la ventaja selectiva que confiera. Pero la tasa de respuesta en favor de cualquier incremento o decremento de sus partes depende de la varianza heredable total disponible, y no de la magnitud de las mutaciones.

Fisher también desarrolló las bases cuantitativas de la adecuación darwiniana, que definió exclusivamente en términos del número de descendientes que deja un individuo. Su teorema fundamental de la selección natural combinó el mendelismo con ciertos principios de la ecología poblacional. La selección natural siempre conduciría las poblaciones hacia una mayor adecuación. Y como el ambiente está siempre cambiando, la población sufriría un deterioro continuo en la adecuación *(e.g.,* hipótesis de la *Reina Roja).*

En sus cálculos de la adecuación, Fisher simplificó el concepto de gen tratándolo como una entidad particulada no interactuante y sobre la cual podía actuar la selección. Mediante tal simplificación, si un gen producía una ventaja reproductiva, podía calcularse rápidamente cómo aumentaría su frecuencia. Por ejemplo, si la probabilidad de dejar descendencia aumentaba en 1%, la constitución genética de la especie se vería altamente modificada en solo 100 generaciones. Haldane creía que la evolución procedía mucho más rápido que lo propuesto por Fisher, y diseñó la infame historia de la *Amphidasys betularia* (anteriormente *Biston betularia*), que pretendía ser uno de los ejemplos más elegantes para mostrar la acción de la selección natural. Sus resultados indicaban que la selección era un fuerte propulsor de la evolución. Actualmente se duda que este sea un caso real de evolución por selección natural. La conclusión de que las diferencias pudieran acumularse rápida-

mente y producir cambio evolutivo, fue importante para triunfar sobre ideas neolamarckianas como las de E. Mayr. Este último se burlaba de la *genética del saco de frijoles* por la obsesión con los cambios en las frecuencias génicas y su desdén por la interacción génica. Haldane se declaraba *un genetista del saco de frijoles, no arrepentido* mientras que Mayr sostenía que *era un error pensar que a través de una fórmula matemática se pudiese llegar a la verdad* (Rao y Nanjundiah, 2010).

La importancia del tamaño poblacional separó a Fisher de S. Wright. Para Fisher la selección natural podía ocurrir rápida y efectivamente en poblaciones grandes porque ellas almacenan mayor variación. En cambio para Wright, la novedad genética podía diseminarse rápidamente en una población relativamente pequeña no por selección, sino por deriva génica. Como las poblaciones son en general pequeñas, Wright desarrolló su teoría de los balances desplazados, donde sostiene que las poblaciones pueden fijar alelos por procesos aleatorios. Consecuentemente, no todos los cambios genéticos son adaptativos (Sapp, 2009a).

La visión poblacional de la evolución

¿Qué factores son responsables de las transformaciones evolutivas? Mientras las investigaciones en citogenética consideraban a los individuos como objeto de estudio, los genetistas poblacionales intentaban explicar el cambio evolutivo de las comunidades de apareamiento, partiendo de las leyes de Mendel. La evolución es ante todo un proceso genético al que la genética poblacional suministra principios de sustentación teórica. La genética de poblaciones supone que la evolución ocurre en el seno de las poblaciones naturales *(i.e.,* microevolución) y que este nivel de análisis entrega los fundamentos necesarios para explicar todo el proceso. En el contexto poblacional, la macroevolución o evolución a gran escala *(e.g.,* origen de los phyla), no sería más que la extrapolación temporal de los procesos poblacionales fundamentales.

Como dicta la síntesis moderna, las especies están formadas por poblaciones interfértiles cuyos individuos se cruzan entre sí, formando una comunidad de intercambio genético denominada *población mendeliana.* Teniendo en consideración las restricciones ambientales, es inevitable que algunos individuos dejen más descendientes que otros. Como el único componente que supuestamente se transmite entre las generaciones es el material genético, si un individuo deja más descendientes, sus genes estarán más representados en la siguiente generación. El resultado neto será el cambio en la frecuencia de los distintos alelos en la población a través del tiempo. Estos cambios son irreversibles si el acervo genético total es alterado.

Los agentes o factores de evolución que cambian las frecuencias génicas de las poblaciones son la selección natural, la mutación, la recombinación, la deriva genética y la migración. De acuerdo a su rol poblacional, la variabilidad genética resulta del balance entre la ganancia y la pérdida de alelos *(Figura 5-1).*

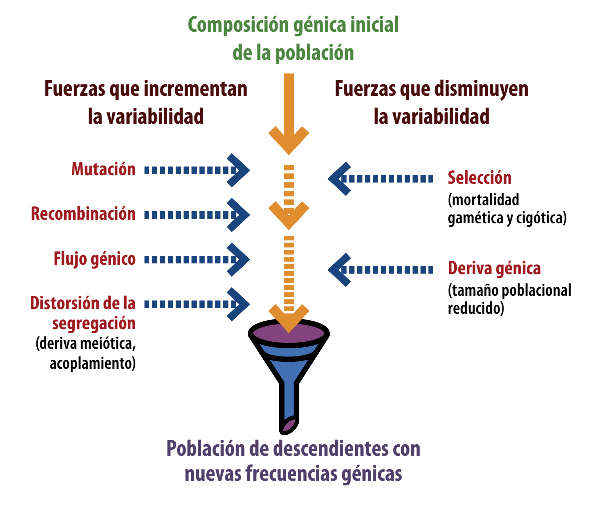


Figura 5-1 Factores evolutivos según el neodarwinismo
Diagrama de la dinámica genética de una población cualquiera, representada como un embudo. La frecuencia génica (o alélica) resultante se obtiene del balance entre las fuerzas que agregan variación y las que la extraen.

Los cambios en las frecuencias alélicas de las poblaciones (naturales y experimentales) se han demostrado en todos los organismos, independientemente de su historia de vida. Este conocimiento ha servido para mostrar la importancia de la variabilidad genética en la respuesta adaptativa de cualquier población natural. La principal preocupación de la genética de la conservación biológica se basa justamente en la pérdida de variantes adaptativas. Las situaciones más conocidas son los cuellos de botella demográficos originados por catástrofes naturales, pestes o destrucción del hábitat. Al reducirse el tamaño poblacional, los efectos de deriva génica sobrepasan el rol optimizante de la selección natural y la endogamia añade un nuevo factor de riesgo a la persistencia poblacional en el tiempo.

La genética poblacional se sustenta en dos modelos de evolución, que se ajustan al gradualismo filético porque mantienen la especificidad 1:1 entre el fenotipo y el genotipo. Esos modelos sostienen que la similitud genética produce morfologías similares, y que la microevolución explica la macroevolu-

ción. En este sentido, la ecología molecular está aportando un valioso arsenal explicatorio a la resbalosa relación lineal organismo–ambiente que presume la síntesis moderna.

La solidez conceptual y capacidad predictiva del neodarwinismo se sustenta en el desarrollo matemático de Fisher, Wright y Haldane. La teoría sostiene que el cambio evolutivo es explicado por la dinámica genético-poblacional y por lo tanto debe analizarse a ese nivel.

El primer modelo poblacional está basado en el Teorema Fundamental de la Selección Natural de Ronald Fisher, quien en 1930 demostró que *la tasa de aumento en la adecuación darwiniana de un organismo o población en cualquier momento es igual a la varianza genética aditiva de la adecuación en ese momento*: $dw/dt = pqs^2/2 = V$. Esta ecuación sostiene la igualdad entre dos expresiones que contienen una o más variables, intuitivamente correctas. La varianza en la adecuación biológica está determinada por las frecuencias génicas y por el diferencial de la adecuación biológica entre los genotipos. Este modelo supone que el fenotipo es determinado primordialmente por la herencia poligénica. Si no hay variación genética en la adecuación biológica, no habrá diferencial de selección ni cambio evolutivo significativo. Como el modelo sostiene que hay muchos genes con efectos aditivos que controlan cada rasgo, la evolución debe ocurrir gradualmente debido al tamponamiento genético. Esto sería especialmente cierto en poblaciones grandes que eventualmente confluyen en un equilibrio global representado por una mayor adecuación biológica. Fisher desarrolló el análisis de varianza para el análisis genético cuantitativo, basado en la presunción de que la evolución requiere que el tamaño poblacional sea más grande que el recíproco del coeficiente de selección. De lo contrario, no habría acción sobre el genotipo. Este teorema es válido para modelos simples, pero no necesariamente se cumple en situaciones más complejas, aunque su importancia cualitativa no tenga ninguna restricción (Cavalli-Sforza y Bodmer, 1971).

Un segundo modelo se centra en las ideas de Wright (1978) y sostiene que los genes producen *efectos poblacionales pleiotrópicos* debido a que los fenotipos están controlados por interacciones complejas. Como legado matemático, Wright desarrolló herramientas numéricas como las técnicas multivariadas, los análisis de vías y de factores. En su visión, la evolución ocurre principalmente en pequeñas poblaciones aisladas o periféricas, sujetas a rápida aceleración y en constante reordenamiento debido a la ausencia de panmixia. A diferencia del incremento global de la adecuación biológica que postulaba Fisher, Wright sostuvo que la dinámica poblacional puede desplazar la adecuación hacia múltiples picos adaptativos debido a un ambiente complejo, incierto y siempre cambiante (Pigliucci y Schlichting, 1997). En las

poblaciones pequeñas y subdivididas se producirían formas particulares de epistasis, deriva y migración interpoblacional diferencial.

El axioma de Hardy-Weinberg como principio antievolutivo

El axioma de Hardy-Weinberg (H-W) estipula que las frecuencias alélicas, en una población panmíxica, se mantendrán estables y se distribuirán según la expansión del binomio $(p + q)^2$. Así, la frecuencia del homocigoto dominante será p^2, la del heterocigoto, $2pq$, y la del homocigoto recesivo, q^2. Pero para que estas condiciones operen, es preciso que también se cumplan los siguientes requisitos: **1)** los organismos deben ser diploides y su reproducción sexual debe dar origen a generaciones no-traslapantes; **2)** los genes bajo estudio deben ser dialélicos, con frecuencias idénticas en ambos sexos; **3)** el tamaño de la población debe ser infinitamente grande; **4)** las poblaciones deben ser genéticamente cerradas (sin migración); **5)** la tasa de mutación debe ser despreciable, o bien debe equipararse con la de retromutación, y; **6)** no debe existir selección para ninguno de los alelos considerados (Hartl y Clark, 1997).

El principio de H-W corresponde a un sistema axiomático porque, a partir de un cierto número de proposiciones y mediante deducciones lógicas, afirma una verdad (corolario), cuyo valor de verdad es también lógico. El corolario *(las frecuencias génicas no cambian y las genotípicas siguen la expansión del binomio)* es una afirmación lógica o matemática, verdadera bajo las condiciones dadas. En otras palabras, si se cumplen los requisitos para mantener el equilibrio y esa condición no es alterada por ningún factor, habrá invarianza en las frecuencias alélicas, que se distribuyen según la expansión del binomio. Así, el teorema de H-W puede demostrarse dentro de un sistema formal, partiendo de la base de que se cumplan sus premisas o condiciones, enumeradas o aclaradas de antemano. Nótese que las condiciones de equilibrio señalan que la herencia mendeliana, por sí misma, no genera cambio evolutivo alguno.

Al igual que en la formulación de la geometría euclidiana, el contenido informativo de H-W corresponde a la relación que existe entre las proposiciones y el corolario. Por lo tanto, si los axiomas definitorios del domino de acción se cumplen en una población natural, se sigue, como consecuencia lógica, la mantención de la frecuencias. Pero las condiciones restrictivas enumeradas no tienen una correspondencia empírica con los sistemas naturales y, por lo mismo, no reflejan su naturaleza. Las premisas sirven para que el equilibrio de H-W se autovalide; pero el corolario no aumenta la comprensión del proceso evolutivo, solo nos indica que las frecuencias alélicas se modificaron. El

resto es extrapolación. Esta confusión entre cambio y evolución es del mismo tenor que el argumento tomado del mejoramiento genético de las palomas, cuyas modificaciones fenotípicas se equipararon con evolución.

Las afirmaciones de la ciencia empírica generalmente corresponden a explicaciones causales, denominadas *sintéticas.* En tales casos la segunda parte de la declaración se sigue con el *porque*, no contenido en la primera parte (Brady, 1982). En cambio, la genética poblacional describe con precisión los parámetros lineales en que se basa, y por lo tanto es *analítica.* Es decir, afirma cierta forma de identidad y por lo tanto repite la primera parte en la segunda aserción *(e.g.,* los maridos son hombres casados). Sus proyecciones analíticas en el tiempo se basan en la iteración del mismo proceso descriptivo que entrega un resultado probabilístico.

Los críticos de la genética poblacional señalan que el equilibrio de H-W se refiere a poblaciones genéticamente cerradas. En cambio, la estadística jerárquica *F* de Wright (que se inicia con el equilibrio de H-W) requiere flujo génico entre los demos o subpoblaciones. Solo así logra inferir el grado de subestructuración poblacional a partir de la disminución de la heterocigosis en pequeñas poblaciones endogámicas. La universalidad de la genética poblacional no es tal pues está dividida entre organismos sexuados y asexuados. Sirve para definir parámetros fenomenológicos tales como el tamaño poblacional efectivo, la adecuación darwiniana, la tasa de crecimiento, o el grado de subestructuración poblacional. También intenta modelar los aspectos genéticos de las poblaciones y sus genes. Pero no es una teoría microscópica debido a que carece del nivel bioquímico de descripción. Pero es muy efectiva cuando existe una separación de escalas entre la dinámica ecosistémica y la de mutación génica (Goldenfeldt y Woese, 2011).

El estado actual de la disciplina nos enfrenta a una embarazosa realidad: luego de un siglo de estudios genético-poblacionales no ha logrado demostrar las causas del aislamiento reproductivo ni el origen de las especies, considerados como fenómenos poblacionales. Los biólogos del desarrollo han criticado el modelo genético-poblacional, argumentando que su inclusión sirvió para demostrar la operatividad de la selección natural, pero no para explicar la evolución (Gilbert, 1998).

La evolución necesita una teoría organísmica de entidades naturales dinámicamente robustas; no de accidentes históricos que han sobrevivido un cierto período de tiempo. Requiere modificar la noción de genes del siglo pasado. Su nivel de explicación de la ontogenia y de los rasgos complejos es una fantasía distractora del valor científico de la biología del desarrollo (Newman, 2002). La perspectiva física de Evo-Devo representa una mirada discordante de la visión centrada en los genes y sus programas. Señala la importancia de

la autoorganización en la génesis de la forma y al cambiar parte de los agentes causales desde los genes hacia los procesos autoorganizantes de la morfogénesis (Newman, 2002; Newman y Baht, 2007). Aparentemente, el paradigma neodarwiniano ha impedido el crecimiento de una teoría de la morfogénesis y actualmente enfrenta el dilema de estarse estirando, a riesgo de romperse. La nueva biología debería liberar a la evolución de la hegemonía genético-poblacional clásica y reconocer que deben existir otras clases universales que se pueden manifestar bajo condiciones apropiadas (Goldenfeldt y Woese, 2011).

Factores de cambio de las frecuencias génicas

Hay dos modelos para estudiar los cambios genéticos en las poblaciones: el *determinista* afirma que los cambios en las frecuencias alélicas pueden predecirse sin ambigüedades a partir del contexto inicial. Entonces, el tamaño poblacional se asume infinitamente grande y el ambiente, invariante. Pero estas condiciones no son reales pues es intuitivamente cierto que el ambiente sufre cambios estacionales y anuales. *Ergo,* el modelo es inadecuado como representación de la dinámica poblacional de la naturaleza. Pero sí es una formulación algebraicamente adecuada para mostrar cómo la selección y otros factores alteran las frecuencias alélicas, bajo un modelo carente de realismo.

Los modelos *estocásticos,* por su lado, consideran que las mutaciones son probabilísticas, e impiden predecir los cambios de una generación a otra.

Mutación

Para la síntesis moderna, las mutaciones son la fuente última de variabilidad genética porque crean nuevas variantes heredables *(Figura 5-1).* Estas variantes nutren el potencial evolutivo porque los individuos difieren genéticamente entre sí. Si una mutación confiere ventaja adaptativa, su frecuencia aumenta, debido a que el portador será favorecido por la selección natural. Pero si el efecto es negativo, la mutación será eliminada en el tiempo. La magnitud del cambio genético producido por una mutación puede ser puntual (sustituyendo un solo nucleótido del ADN) o mucho mayor, alterando segmentos cromosómicos (aberraciones cromosómicas). Las mutaciones puntuales pueden tener efectos drásticos en las secuencias codificantes, porque al insertar o remover un nucleótido desplazan el marco de lectura del ADN. Debido a la degeneración del código genético, este efecto mutacional es más drástico si ocurre en la primera o segunda posición que en la tercera. Las mutaciones que no afectan la codificación del aminoácido corresponden a sustituciones *sinónimas.* Las que sí lo alteran, se denominan sustituciones *no-sinónimas.*

Una sustitución sinónima que no afecta la función proteica es evolutivamente silente porque el fenotipo es idéntico al no mutado.

La tasa de mutación puede diferir en varios órdenes de magnitud entre las regiones codificantes y no-codificantes del ADN. En una población compuesta por un millón de individuos y cuya tasa de mutación es 1×10^{-6}, se espera que un descendiente tenga una nueva mutación en cada generación. La probabilidad de que una mutación persista depende de su frecuencia poblacional, de su tasa de recurrencia y del efecto que tenga sobre el individuo. Toda mutación que produzca efectos negativos disminuye rápidamente en frecuencia; pero, a medida que esta disminuye, se requieren más y más generaciones para que la selección natural provoque un efecto detectable. En el tiempo, el equilibrio entre la mutación y la selección será el punto en que la mutación recurrente introduzca esa variante genética, y la selección la elimine por no conferir ventaja. Un ejemplo clásico del efecto de las mutaciones en poblaciones humanas es la anemia falciforme. Esta enfermedad obedece a una mutación sustitucional que afecta estructura de la hemoglobina, formada por una cadena α y una cadena β de 146 aminoácidos. Con la anemia falciforme se produce una mutación sustitucional en la posición 6 de la cadena β, en donde el ácido glutámico es sustituido por valina. Como resultado, se produce reemplazo de una adenina por una timina (= transversión), en el segundo nucleótido del sexto aminoácido. La hemoglobina contenida en los glóbulos rojos transporta el oxígeno pulmonar hacia todo el organismo. Normalmente, los glóbulos rojos son redondos y flexibles y se desplazan fácilmente por los capilares sanguíneos. Pero en la anemia falciforme, la hemoglobina anormal determina que los glóbulos rojos se endurezcan y bajo el microscopio se aprecian con forma de hoz. Endurecidos, pueden atascarse en los vasos sanguíneos pequeños y causar dolor al interrumpirse la irrigación sanguínea de los tejidos vecinos. La función hematopoyética también se ve reducida y produce anemia, hiperplasia del bazo, etc. Los glóbulos rojos falciformes mueren y se descomponen más rápidamente que los glóbulos normales, produciendo anemia. El síndrome falciforme tiene características sistémicas o *efectos pleiotrópicos,* que aluden a los múltiples efectos fenotípicos de una mutación puntual. El efecto sistémico está implícito en el modelo de Wright.

La aserción de que la mayoría de las mutaciones a nivel molecular son neutras y por lo tanto evolucionan por deriva, en vez de ser eliminadas por la selección natural, es un asunto arduamente debatido entre los genetistas *(p 346).*

Mutaciones adaptativas

Últimamente se ha reportado que ciertos mutantes bacterianos carentes de

algunas funciones metabólicas desarrollan la habilidad heredable que les permite metabolizarlas. Por ejemplo, si una población bacteriana carece del alelo que permite metabolizar la lactosa, una mutación dirigida modificará el alelo inicial para hacerlo funcional. Estas son las *mutaciones adaptativas* que sugieren una respuesta genética dirigida para resolver un problema específico de sobrevivencia.

Revisemos el contexto en que nace la aleatoriedad, en contraposición a la direccionalidad de las mutaciones adaptativas. El trabajo pionero de Luria y Delbrück, en los años 40, concluyó que las mutaciones bacterianas para resistencia a infección por fagos era el resultado de eventos raros y espontáneos que ocurren antes que los organismos sean expuestos a presiones de selección. Estos antecedentes han servido para sostener que las diferencias genéticas se originan aleatoriamente y que la selección aumenta la frecuencia de los alelos ventajosos.

Pero si las poblaciones bacterianas que se someten a fuertes presiones selectivas producen variantes con el cambio fenotípico apropiado, entonces cabe determinar cuántas variantes aparecen en forma dirigida (como respuesta específica a la presión de selección) y cuántas son mutaciones espontáneas. El trabajo de Cairns y cols. (1988) sostiene que las presiones ambientales pueden producir mutaciones ventajosas en genes específicos y así aliviar la presión particular. También sostiene que los experimentos de Luria y Delbrück no estaban diseñados para detectar mutaciones dirigidas. Finaliza diciendo que nuestra comprensión de la espontaneidad mutacional no es confiable, ya que no ha sido sometida a pruebas críticas.

Para el neodarwinismo, las mutaciones adaptativas no constituyen un mecanismo de cambio genético dirigido, sino una estrategia de sobrevivencia. Los múltiples modelos para explicar la mutagénesis hacen aun más complejo el tema. Por ejemplo, el modelo de hipermutabilidad sugiere que el estrés ambiental incrementa la mutagénesis, mientras que el modelo de amplificación no requiere cambios en la tasa mutacional (Foster, 1998, 1999; Roth y cols., 2003). Así, la conclusión depende del modelo que se aplique, generando dudas respecto a : **1)** si las mutaciones ocurren independientes del ambiente, **2)** si las mutaciones se deben a errores de replicación, y **3)** si las tasas mutacionales son o no constantes en el tiempo (Rosenberg, 2001).

El rol adaptativo de las mutaciones sugiere la existencia de un componente lamarckiano de la herencia. Por eso mismo, el modelo de hipermutabilidad ha salido en defensa del neodarwinismo porque las mutaciones adaptativas apuntan al corazón mismo del dogma. Pero si las mutaciones adaptativas fuesen una verdad aceptada consensualmente, constituirían una panacea que explicaría cualquier dato. Mientras tanto, es preciso identificar las ba-

ses moleculares de los efectos pleiotrópicos producidos por las mutaciones adaptativas. Solo así se comprenderán las bases científicas y el mecanismo en toda su dimensión (Brisson, 2003; Knight y cols., 2006). Como las mutaciones adaptativas no suceden frecuentemente, se cree que pueden estar constreñidas por interacciones pleiotrópicas con efectos fisiológicos negativos (Boivin y cols., 2003). Se ha estimado que en promedio una sustitución adaptativa ocurre cada 45 años en *Drosophila* (Smith y Eyre-Walker, 2002).

Selección natural

La selección es el mecanismo que describió Darwin para fundamentar el origen de las especies. La selección resulta de una variante heredable que confiere mejor desempeño que otra, aumentando su probabilidad de representatividad en la próxima generación. Entonces, si un organismo tiene impedimentos para contribuir con progenie, sus características irán perdiendo presencia en las generaciones futuras. Por el contrario, habrá mayor representatividad de las características heredables que confieran ventaja reproductiva. A la larga, la selección puede llegar a reemplazar la variante original por aquella más adaptativa. Por eso se dice que *la selección natural es causada por la capacidad diferencial de las variantes poblacionales para dejar descendientes.* Cuando se habla de la *sobrevivencia del más apto,* se trata de la capacidad de dejar progenie fértil (Cavalli-Sforza y Bodmer, 1971). Técnicamente, *la aptitud* de los organismos se evalúa por su adecuación biológica *(fitness),* como se verá a continuación.

Cálculo de la adecuación biológica *(w)* y del coeficiente de selección *(s)*

Mediante un ejemplo hipotético mostraremos como se estima la adecuación biológica, suponiendo que tres genotipos producen igual número de fenotipos diferenciables. El cálculo se inicia mediante estimación de la tasa de sobrevivencia (λ) de los tres genotipos existentes en una población dialélica. Supongamos que las frecuencias alélicas son p= 0,6 y q= 0,4 y el número de individuos es n= 10.000 *(Tabla 5-1).*

La tasa de sobrevivencia (λ) de cada genotipo se calcula dividiendo el número de individuos después de la selección por el número de individuos antes de la selección. Por lo tanto:

λ A1A1 = 3.300 / 3.600 = 0,9
λ A1A2 = 2.880 / 4.800 = 0,6
λ A2A2 = 800 / 1.600 = 0,5

Genotipos	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
Tamaño inicial de la población	p^2 x N $(0,6)^2$ x 10.000	2pq x N 2(0,6 x 0,4) x 10.000	q^2 x N $(0,4)^2$ x 10.000
N antes de la selección	3.600	4.800	1.600
N después de la selección	3.300	2.880	800
Pérdida neta de individuos	-300	-1.920	-800
Tasa de sobrevivencia (λ)	0,9	0,6	500

Tabla 5-1 Estimación de la tasa de sobrevivencia
Cálculo de la tasa de sobrevivencia (λ) de una población hipotética de 10.000 individuos, en donde la selección ha eliminado cierta proporción de cada genotipo presente.

Las variantes alélicas producen diferencias interindividuales, directamente relacionadas con sus genes, en interacción con el ambiente. La adecuación biológica *corresponde al valor de sobrevivencia y la capacidad reproductiva (contribución proporcional de descendientes a la próxima generación) de un genotipo dado, en comparación con el promedio poblacional o de otro genotipo en la población.* La adecuación es sinónimo de valor adaptativo, valor selectivo o eficacia biológica.

La adecuación biológica relativa (*w*) estima la tasa de sobrevivencia diferencial de un genotipo con respecto a otro. Para ello se divide la tasa de sobrevivencia **(**λ**)** de cada genotipo individual por la mayor tasa de sobrevivencia. Con ello, el genotipo que experimenta menos mortalidad comparativa, tiene mayor adecuación relativa (*w*). Volviendo al ejemplo de la *Tabla 5-1,* las respectivas tasas de sobrevivencia son:

$wA_1A_1 = 1{,}0 \; wA_1A_2 = 0{,}66 \; wA_2A_2 = 0{,}55$

A partir de la adecuación relativa, es posible estimar el coeficiente de selección *(s)* para cada genotipo, usando la ecuación $s + w = 1$. Despejando *s,* el coeficiente de selección es *1-w,* de modo que:

$sA_1A_1 = 1–wA_1A_1 = 1–1 = 0$

$sA_1A_2 = 1–wA_1A_2 = 1–0{,}66 = 0{,}34$

$sA_2A_2= 1–wA_2A_2 = 1–0{,}55 = 0{,}45$

Esto implica que, en relación a los otros genotipos, los individuos A_1A_1 se consideran 100% adaptados, como si la selección natural no los hubiese afectado. El coeficiente de selección *(s)* varía según el rasgo que se considere.

La selección opera muy eficientemente cuando la representatividad poblacional de un alelo desventajoso es muy alta. Pero es menos eficaz en la medi-

da que sea menos frecuente. La relación entre *s* y el número de generaciones requeridas para disminuir su frecuencia en la misma magnitud, se presenta en la *Tabla 5-2.* Aquí se aprecia que, cuanto menos frecuente sea un alelo, la selección tarda más generaciones en disminuir su frecuencia en igual magnitud.

	Generaciones requeridas				
Reducción en *q*	***s* = 1**	***s* = 0,5**	***s* = 0,1**	***s* = 0,01**	***s* = 0,001**
0,99 a 0,50	1	11	56	559	5.585
0,50 a 0,10	8	20	102	1.020	10.198
0,10 a 0,01	90	185	924	9.240	92.398
0,01 a 0,001	900	1.805	9.023	90.231	902.314
0,001 a 0,0001	9.000	18.005	90.023	900.230	9.002.304

Tabla 5-2 Reducción de la frecuencia del alelo *q*, según el coeficiente de selección *(s)*
Número de generaciones requeridas para reducir la frecuencia del alelo *(q)* según los valores del coeficiente de selección *(s)* contra los homocigotos recesivos.

Selección total contra un alelo dominante

Los genes con efectos negativos sobre la adecuación biológica pueden ser dominantes o recesivos. Si una mutación tiene efectos dominantes, su efecto fenotípico se manifiesta de inmediato y su eliminación se produce en una sola generación. La eliminación inmediata se obtiene porque, tanto los individuos homocigotos dominantes como los heterocigotos, presentarán un fenotipo cuya adecuación *(w)* es igual a cero y un coeficiente de selección, $s = 1$. Como estos alelos dominantes interfieren con la reprodución, su frecuencia en la población está dada por aparición *de novo* en cada generación.

La manifestación tardía de una afección dominante puede ayudar a su permanencia en las poblaciones, aunque sea incompatible con la vida. Como ejemplo tenemos la enfermedad de Huntington, una afección neurodegenerativa que afecta al ser humano y produce la muerte. Se manifiesta alrededor de los 40 años de edad, después que la mayoría de las personas ya han dejado descendencia. Por lo tanto, si no se conoce la historia familiar, la hungtintina (proteína mutada) se trasmite a los hijos antes que aparezcan los síntomas de la enfermedad en los padres.

Selección parcial contra el alelo recesivo

En estos casos, los homocigotos dominantes y los heterocigotos tienen mayor adecuación que el genotipo recesivo. En cada generación hay una tendencia sostenida a disminuir la frecuencia del alelo deletéreo *(Tabla 5-3).*

Utilizando el modelo algebraico de la *Tabla 5-3,* si las frecuencias de p y q son idénticas (= 0,5) y el coeficiente de selección fuese s = 0,4, entonces:

q_1 = fuente de q/ nuevo total = ½ $(2pq + q^2 - sq^2 / 1 - (sq^2)$

q_1 = 0,25 + 0,25-0,1 / 1 – 0,4 (0,25) = 0,4 / 0,9 = 0,44

q_1 = 0,44

Nótese que, al haber selección contra el alelo recesivo, aumenta la frecuencia inicial del alelo dominante *(p),* de modo que las nuevas frecuencias son $p1$ = 0,56 y $q1$ = 0,44

Genotipos	AA	Aa	aa
Frecuencias iniciales	p^2	$2pq$	q^2
Adecuación relativa	1	1	1 - s
Contribución gamética a la próxima generación	p^2	$2pq$	$q^2 (1 - s)$
Nuevo total	$p^2 + 2pq + q^2 (1 - s) = 1 - sq^2$		

Tabla 5-3 Selección parcial contra el homocigoto recesivo
El modelo se basa en un *locus* dialélico con dominancia completa.

Selección natural, modelos genético-cuantitativos y la evolución de la plasticidad fenotípica

Como la selección es una consecuencia de la combinación fenotipo/genotipo del individuo, se presume que los rasgos fenotípicos están determinados por muchos *loci* en interacción con el ambiente. Estos rasgos poligénicos responden en forma inmediata a la selección mediante variación continua. Las predicciones a largo plazo se basan en la extrapolación de ecuaciones iteradas por cientos o miles de generaciones. Los rasgos poligénicos como la altura, el peso, la producción de carne, leche, etc., siguen una distribución normal en las poblaciones y la selección actúa de tres maneras diferentes sobre ellos *(Figura 5-2).*

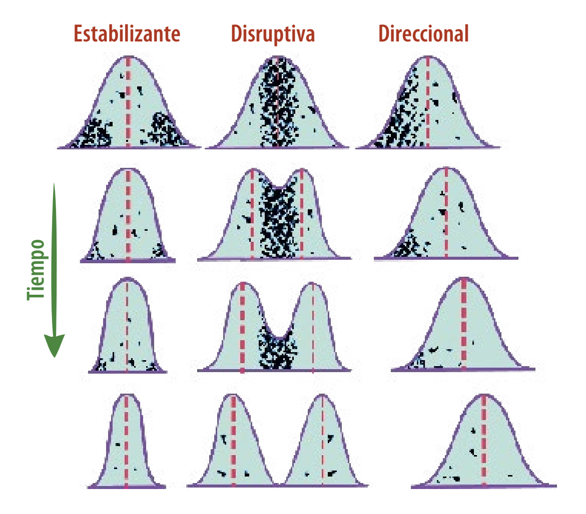


Figura 5-2 Modos de selección

Modos en que opera la selección natural en un rasgo hipotético cuya variación fenotípica poblacional se ajusta a una distribución normal. A diferencia del modo direccional y disruptivo, el promedio del rasgo (línea vertical punteada) no se altera en el régimen de selección estabilizante.

Selección direccional

Este tipo de selección ocurre en poblaciones naturales cuyos rasgos de variación continua cambian constantemente en una misma dirección, en consonancia con las alteraciones ambientales *(Figura 5-2).* Un régimen direccional es la selección para lograr un aumento del tamaño o peso en animales o plantas de importancia económica. En dichos casos, se seleccionarán los individuos de mejor rendimiento como progenitores de la próxima generación. El resto de los individuos representa a los genotipos que tendrían una adecuación nula. Este tipo de selección modifica el promedio poblacional y la agudeza del efecto depende de cuán exigente sea el plan selectivo aplicado. En su modelo más simple, los alelos ventajosos reemplazan a sus predecesores hasta que toda la variación genética se ha utilizado en el proceso. Idealmente, la población termina siendo monomórfica y alcanza una asíntota de la cual solo puede desplazarse si aparecen nuevos genes. También se han reportado muchos casos de selección direccional en condiciones naturales.

Selección estabilizante o normalizante

En este modelo se favorecen los individuos cercanos al promedio de variabi-

lidad del rasgo en cuestión. La selección estabilizante requiere de estabilidad ambiental que asegure la eliminación de los mismos fenodesviantes a través de las generaciones. Por lo tanto, se mantiene el promedio poblacional y se erosiona la variabilidad genética. Entre los regímenes normalizantes se cuenta la selección que ha fijado la longitud del período de gestación en muchas especies, o el que ha permitido estabilizar el período de floración de las plantas. Es intuitivamente acertado pensar que si una planta florece en invierno sus semillas tendrán menos probabilidad de sobrevivencia. Efectivamente, las condiciones ambientales (horas luz, pluviosidad, temperatura, etc.) no son óptimas para la germinación y el crecimiento vegetativo. Por lo tanto, las plantas que florezcan muy tempranamente o tardíamente, tendrán menor adecuación que aquellas que florezcan cuando las condiciones sean óptimas.

Selección diversificante o disruptiva y mantención de los polimorfismos balanceados

Esta selección favorece a los fenodesviantes por sobre el promedio poblacional *(Figura 5-2).* Un régimen de selección disruptiva puede resultar porque la heterogeneidad ambiental permite la partición del ambiente en dos o más tipos. Como resultado, la población se hace más variable y se disgrega en diferentes subambientes. Los experimentos de Dobzhansky con dos grupos fenotípicos de *Drosophila* (uno con gran número de quetas dorsales y el otro con número limitado de quetas), constituyen un ejemplo clásico de selección disruptiva. En cada generación se segregaban las moscas según el número de quetas. Las moscas de una misma línea se apareaban entre sí y se impedían los apareamientos entre las líneas. Esta selección originó una distribución bimodal de fenotipos divergentes. Al realizar cruzamientos dirigidos, los apareamientos entre individuos de una misma línea fueron más comunes que aquellos entre líneas. Dobzhansky concluyó que se estaba formando una suerte de aislamiento reproductivo incipiente. Basado en un criterio extrapolacionista, sostuvo que la selección disruptiva podría generar aislamiento reproductivo y, por lo mismo, ser el mecanismo de especiación por excelencia. No obstante, los ejemplos solo mostraron cambios en la frecuencia alélica. Hasta el momento no se han reportado casos que ameriten dicha aserción (Rice y Hostert, 1993). Recientemente, la ingeniería genética ha logrado formar una nueva especie de mosca, *Drosophila synthetica,* reproductivamente aislada de sus congéneres. El experimento, que modificó las afinidades de unión de un factor de transcripción y de los intensificadores crípticos que reconoce, sugiere que las vías del aislamiento reproductivo podrían abrirse o cerrarse mediante alteraciones regulatorias (Moreno, 2012).

La elucidación de los mecanismos genéticos de la adaptación permite determinar cuáles son los factores causales que ligan la variación molecular con la adecuación. Una aproximación a esta problemática consiste en analizar la variación nucleotídica de genes específicos para establecer el componente adaptativo de variacion en vías bioquímicas o fisiológicas. El siguiente ejemplo ilustra esta situación.

El roedor *Peromyscus maniculatus* de Norteamérica presenta un polimorfismo en la α-globina, relacionado con la adaptación a la hipoxia que se produce por vivir en altura (Storz y cols., 2007). Los cruzamientos experimentales de líneas de ratones obtenidos de la naturaleza han revelado una fuerte asociación entre la afinidad sanguínea por el oxígeno y la variación alélica del gen duplicado de la α-globina. Estos *loci* génicos (a y c) están estrechamente ligados y codifican para las subunidades de la cadena α de la hemoglobina adulta del ratón. Los genotipos a^0c^0/a^0c^0 producen un fenotipo fisiológicamente superior bajo condiciones de hipoxia debido a que la carga eléctrica al exterior de la molécula aumenta la capacidad de unión entre el oxígeno y el grupo hemo. Sin embargo, a nivel del mar, este genotipo produce el efecto inverso ya que el genotipo a^1c^1/a^1c^1 es el que muestra superioridad fisiológica. Tal como se espera, los heterocigotos (a^0c^0/a^1c^1) muestran una afinidad sanguínea intermedia por el oxígeno.

El análisis de los parálogos (copias duplicadas) de la α-globina ha señalado una alta diversidad nucleotídica tanto en los sitios de reemplazo como en los sitios silentes. Por lo tanto, si estos genes están evolucionando neutralmente (por equilibrio entre mutación y deriva génica), el nivel de polimorfismo intraespecífico (que afecta a los cambios sinónimos y a las sustituciones de reemplazo) debe correlacionarse positivamente con el de divergencia interespecífica. Pero las pruebas estadísticas efectuadas para comparar los parálogos (silentes y de reemplazo) revelaron un exceso de polimorfismos por reemplazo y diferencias altamente significativas en la frecuencia alélica de las muestras de altura en relación a las que habitan a nivel del mar. Es decir, los eritrocitos contienen distintas isoformas de hemoglobina que no se ajustan a un modelo neutro, sino a uno selectivo. La mantención de este polimorfismo genético se explica por selección balanceante, de manera que se favorece una u otra variante proteica según la altura. Este *polimorfismo balanceado* recibe ese nombre porque, a nivel del mar, la selección tiende a eliminar los alelos a^0c^0, mientras promueve la fijación de los alelos a^1c^1. En cambio, a gran altura, la selección produce el efecto contrario. Por lo tanto, ninguno de los alelos es eliminado y su frecuencia fluctúa según la altura en que vivan sus portadores. Este ejemplo ilustra un sistema homeostático con una base genética bien caracterizada, en donde la variación relacionada con la adecuación

fisiológica del animal produce un fenotipo bioquímico simple, basado en la afinidad adaptativa por el oxígeno. Como resultado, se producen asociaciones no-aleatorias entre alelos específicos, promovidas por selección natural divergente. Es importante destacar que los polimorfismos también pueden mantenerse por ventaja selectiva del genotipo heterocigoto, debido a su mayor adecuación darwiniana en relación a los homocigotos. Por ejemplo, ya hemos visto el caso de la anemia falciforme que afecta a los humanos en África. Los mutantes homocigotos recesivos con hemoglobina alterada sufren de anemia falciforme y sus expectativas de vida decrecen drásticamente si se les somete a bajas tensiones de oxígeno. En cambio, los heterocigotos para este *locus* no sufren de anemia falciforme y, más aun, tienen ventaja selectiva frente a los individuos normales, en los lugares con malaria. Esta ventaja se debe a que la forma de hoz de sus glóbulos rojos los hace resistentes a la infección del protozoo *Plasmodium falciparum*, que produce la malaria. Por lo tanto, en los heterocigotos existe un balance entre los efectos negativos derivados de la anemia falciforme y los beneficios que conlleva la resistencia a la malaria.

Carga genética y costo de la selección

El reemplazo de un alelo por otro mediante selección natural trae una carga sustitucional o costo de la selección. Esta carga genética *(L)* es la diferencia entre la adecuación promedio $(\hat{w})$ de una población y la máxima adecuación biológica posible (1). Es decir, equivale al decremento relativo de la adecuación biológica promedio con respecto a la que se esperaría si todos los individuos hubiesen tenido la máxima adecuación biológica:

$$L = 1 - \hat{w}$$

Supongamos que se quiere aumentar la producción de leche. Entonces, debe evitarse la reproducción de vacas con baja productividad promedio. Si la fracción eliminada en cada generación es pequeña, el número de animales permanece prácticamente invariable, pero el incremento en la producción de leche será lento. A la inversa, si la fracción sacrificada es grande, el cambio genético es rápido, pero el número de animales se reduce considerablemente. El costo de la selección o las *muertes genéticas* que se requieren para aumentar la producción son las mismas, independientemente de la alternativa que se elija (lenta o rápida). Es interesante tener en consideración que, para aumentar la baja frecuencia de un alelo favorable *(e.g.,* 0,01) a una frecuencia muy alta *(e.g.,* 0,99), el número de muertes genéticas requeridas es equivalente a 30 veces el tamaño de la población inicial. Estas muertes genéticas corresponden al *costo de la selección*.

Existen diversas estrategias para llevar a cabo un programa de mejora-

miento genético. Las estrategias pueden iniciarse intra o interpoblacionalmente, tal como se aprecia en la *Tabla 5-4*.

Endogamia

La endogamia o consanguinidad disminuye la variabilidad genética (heterocigosidad) debido a los apareamientos entre individuos emparentados. Por lo mismo, genera una correlación entre los genotipos de los apareantes. Como los apareamientos no son aleatorios (por el parentesco entre los individuos), se produce una mayor proporción de homocigotos y una disminución de los heterocigotos en cada generación. Este decremento se estima mediante el coeficiente de consanguinidad *F*. El caso más extremo de endogamia ocurre cuando hay autofertilización, como en las plantas. Si se tiene un individuo

1	**Sistemas de selección intrapoblacional**
A	Selección basada en los atributos individuales (llamada selección masiva o individual)
B	Selección basada en los promedios familiares
	Familias de hermanos y de medio-hermanos
C	Selección basada en la desviación de los atributos individuales sobre el promedio familiar
	Familias de hermanos y de medio-hermanos
D	Selección basada en el promedio familiar y desviación del promedio individual en relación al promedio familiar
E	Selección basada en los atributos de la progenie (llamada Test de Progenie)
2	**Sistemas de selección interpoblacional**
A	Selección basada en las habilidades combinadas:
	La población de prueba es de apareamiento al azar
	La población de prueba es híbrida
B	Selección basada en habilidades específicas combinadas
C	Selección basada en promedios familiares resultantes de cruzamientos entre A y B
D	Selección basada en promedios de familias de medio-hermanos
3	**Mejoramiento de líneas consanguíneas (principalmente en plantas)**

Tabla 5-4 Métodos de selección artificial
Selección usando aproximaciones intrapoblacionales e interpoblacionales.

heterocigoto que se autofecunda, solo la mitad de su descendencia será heterocigota. Por lo tanto, en cada generación la frecuencia disminuye a 0,5.

La endogamia no altera las frecuencias génicas, pero sí las genotípicas. También acarrea efectos negativos en las poblaciones. Por ejemplo, si existe un alelo recesivo mutante en algún individuo, los cruzamientos consanguíneos aumentan la probabilidad de aparición de genotipos doble recesivos, que manifestarán el rasgo en cuestión. En cambio, en las poblaciones panmíxticas los efectos deletéreos permanecen enmascarados por la expresión del alelo dominante normal.

En este sentido, recuérdese que la alta frecuencia de descendientes hemofílicos en la familia de la reina Victoria se debió a los matrimonios entre parientes. Como esos individuos descendían de los mismos antecesores y algunos portaban el alelo para hemofilia, se originaron muchos descendientes con dos copias idénticas del mismo alelo (autocigotos). Es importante recalcar que la consanguinidad no es causante *per se* de hemofilia. Los apareamientos consanguíneos aumentan la probabilidad de aparición del rasgo, pero no provocan la afección.

La endogamia prolongada en el tiempo produce disminución de la fecundidad y la viabilidad de los individuos, debido a la acumulación de mutaciones deletéreas que afectan los parámetros reproductivos. Este efecto se conoce como *depresión por endogamia*. Su efecto puede revertirse mediante cruzamientos entre líneas consanguíneas diferentes. También se logra incorporando reproductores no emparentados. Como resultado se obtiene una descendencia heterótica, más vigorosa que cualquiera de las líneas progenitoras. El vigor híbrido se basa en la sobredominancia. Es decir, la expresión de los dos alelos diferentes del heterocigoto conferirá ventaja metabólica y mayor adecuación biológica que los homocigotos.

Coeficiente de endogamia *(F)*

Es un estimador del grado de parentesco genético entre individuos y estima la probabilidad de que un individuo sea autocigoto *(Figura 5-3)*. Es decir, *F* representa la probabilidad de que ambas copias alélicas de un homocigoto deriven de un mismo alelo ancestral, debido a que sus progenitores están emparentados. A diferencia de los autocigotos, las copias alélicas de los alocigotos provienen de progenitores diferentes *(Figura 5-3)*.

Al observar esta situación en un pedigrí *(Figura 5-4)* cuyos individuos emparentados se designan A, B, C, D, E y F, el individuo resultante es homocigoto, de genotipo A_1A_1. También es autocigoto porque ambos alelos provienen de la misma copia, existente en su abuela, de genotipo A_1A_4.

En este caso específico, el coeficiente de endogamia se calcula por la sumatoria de las vías que llegan desde cada ancestro común (ambos abuelos, A y B) hasta el individuo problema, X del pedigrí *(Figura 5-4)*.

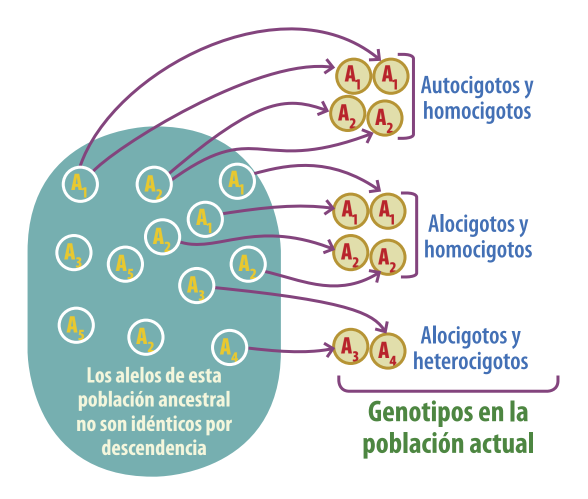


Figura 5-3 Autocigosis y alocigosis
Un individuo autocigoto es aquel cuyos alelos de un *locus* dado se han originado por duplicación de un mismo alelo ancestral. En un individuo autocigoto, estos alelos se dice que son idénticos por descendencia. En cambio, los individuos alocigotos son aquellos cuyos alelos no son idénticos por descendencia. Los alocigotos pueden ser heterocigotos u homocigotos. Pero los autocigotos siempre son homocigotos *(basada en Hartl y Clark, 1997)*.

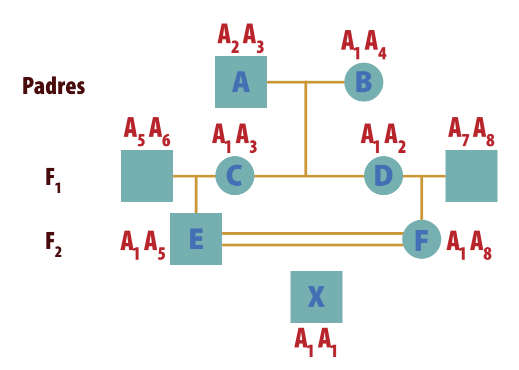


Figura 5-4 Estimación del coeficiente de endogamia en una genealogía
Genealogía hipotética de un cruzamiento consanguíneo (línea doble) y su uso en la estimación del coeficiente de endogamia *(F)*. Los cuadrados representan a los machos y los círculos a las hembras. Los individuos que no son parte de esta familia no se consideran en el análisis. La probabilidad de autocigosis para el individuo X es $F = 1/16$.

El coeficiente ½ alude a que, en cada generación, los progenitores contribuyen a la descendencia con la mitad de su genoma. Así, la suma de las vías es:

$$[ECADF = (½)^5] + [FDBCE = (½)^5] = (½)^5 + (½)^5 = {}^1/_{32} + {}^1/_{32} = {}^2/_{32} = {}^1/_{16}$$

$$F = {}^1/_{16}$$

En poblaciones humanas, el coeficiente $F = {}^1/_{16}$ representa un grado de parentesco equivalente a la unión entre dos primos hermanos. Genéticamente, el descendiente que nace de esta unión tendría una probabilidad de ${}^1/_{16}$ de tener ambos alelos idénticos, heredados de uno de los abuelos, que son los ancestros comunes de los progenitores de X.

Cambios aleatorios en las frecuencias alélicas: deriva génica (σ)

Estos cambios aleatorios en las frecuencias alélicas de una población se atribuyen a errores de muestreo. Es fácil comprender que en una población pequeña no todos los genotipos existentes estarán debidamente representados en la generación siguiente, como se esperaría bajo condiciones de panmixia. Como agente evolutivo, la deriva es un factor sin dirección definida. Las frecuencias alélicas poblacionales pueden aumentar o disminuir erráticamente en el tiempo, en poblaciones pequeñas.

El efecto de deriva corresponde a la desviación estándar de las frecuencias alélicas *(p* y *q)*. Por lo tanto, su efecto es más agudo a medida que el tamaño poblacional disminuye. En la fórmula dada a continuación, *N* representa el número de individuos y se multiplica por 2, debido a que los organismos diploides tienen dos alelos (iguales o diferentes) por *locus:*

$$\sigma = \sqrt{\frac{pq}{2N}}$$

Si en una población hipotética hay 50 individuos *(N* = 50) y la frecuencia de *p* y *q* es la misma *(p* = *q* = 0,5), las frecuencias alélicas podrán fluctuar, por azar, en ± 0,0025 en la próxima generación:

$$\sigma = \sqrt{\frac{0{,}5 \text{ x } 0{,}5}{100}} = \pm 0{,}0025$$

$$p = 0{,}5 \pm 0{,}0025,\ q = 0{,}5 \pm 0{,}0025$$

Como resultado, las frecuencias alélicas pueden fluctuar entre 0,5025 y 0,4975 en la próxima generación. Pero si la población fuese más pequeña aun *(N* = 10) y se mantuviesen las mismas frecuencias iniciales *(p* = *q* = 0,5), el efecto de la deriva sería σ = 0,0125. En este caso, las frecuencias podrán fluctuar entre 0,5125 y 0,4875, solo por azar.

Pero la fuerza de la deriva también depende del coeficiente de selección y del tamaño efectivo de la población *(Ne)*. Así, si |N| es <1, la deriva es mayor que la selección; pero si es >1, la selección es más importante que la deriva en la fijación/pérdida de un alelo dado.

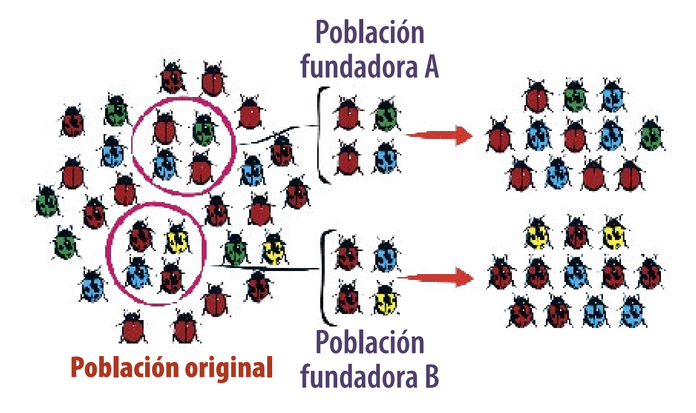


Figura 5-5 Deriva génica
Pérdida de variabilidad genética, debido a *cuellos de botella* demográficos. Para efectos prácticos, los genotipos originales se representan por los colores marrón, amarillo, verde y azul. Debido a una reducción demográfica, la población fundadora A ha perdido el genotipo amarillo. La población fundadora B, ha perdido el genotipo verde. La pérdida de estos genotipos no guarda relación con su valor adaptativo.

Los efectos de la deriva génica se han estudiado intensamente cuando ocurren cuellos de botella, que son caídas drásticas en el número de individuos de una población. Los cuellos de botella demográficos pueden producir fijación/pérdida de alelos. Este efecto puede ejemplificarse mediante un diagrama que muestre la pérdida de variabilidad genética, representada por colores *(Figura 5-5)*. La población resultante tendrá menor representatividad alélica que la original. Además nótese que, asociado a los cuellos de botella, se produce un efecto de endogamia debido a la disminución del tamaño poblacional. Luego del cuello de botella, la probabilidad de fijación de un alelo dado depende de su frecuencia inicial, de la ventaja (o desventaja) selectiva que confiera a su portador, y del tamaño efectivo de la población *(Ne)*. Para un alelo neutro, la probabilidad de fijación equivale a su frecuencia en la población. Así, la frecuencia inicial de 20% significa que llegaría a perderse en el 80% de los casos.

Cuellos de botella demográficos y genéticos producidos por erupción volcánica

Los roedores cavadores del género *Ctenomys (tuco-tucos)* son endémicos de Sudamérica. Son animales herbívoros, de hábitos subterráneos, que forman densas poblaciones separadas por barreras de hábitat o fisiográficas. *Ctenomys maulinus* se distribuye en las estepas de altura de los Andes del sur de Chile. Esta especie se vió afectada drásticamente por la erupción del volcán Lonquimay, en 1989 (Gallardo y cols., 1995). Estudios previos habían estimado el grado de variación genética en 23 *loci* alozímicos de tres poblaciones locales de esta especie. Las estimaciones post-erupción de los mismos *loci* permitieron determinar el grado de erosión genética producido por la caída del tamaño poblacional, como predice la teoría *(Tabla 5-5).*

	Río Colorado n=23			Las Raíces n=18			Bío-Bío n=19		
	H-Pre	H-Post	H-Esp	H-Pre	H-Post	H-Esp	H-Pre	H-Post	H-Esp
Heterocigosidad	0,88	0,028	0,059	0,132	0,000	0,0063	0,106	0,015	0,071
Loci polimórficos	30,4%	13%	-	50%	0%	-	31,6%	5,3%	-
Alelos por *locus*	2,2	1,4	-	1,5	1,0	-	1,4	1,1	-

Tabla 5-5 Variabilidad en poblaciones de *Ctenomys*

Cambios en la variabilidad genética en tres poblaciones de *Ctenomys maulinus,* luego de una erupción volcánica. H-Pre se refiere al valor de heterocigosidad antes de la erupción; H-Esp es el valor esperado, suponiendo neutralidad; H-Post es el valor de heterocigosidad obtenido luego de la erupción. Todas las comparaciones son significativas al 0,005%.

Los resultados indicaron que en los *loci* polimórficos se produjo fijación del alelo en mayor frecuencia; pero también se observó lo opuesto, como se espera que ocurra por deriva génica aleatoria. La estimación del tamaño poblacional mediante censo indicó una reducción del 91,3% en Río Colorado, donde también se observó una marcada disrrupción de los niveles de subestructuración poblacional (F_{st}). También se aprecia que la población de Las Raíces fue la más afectada, pues la heterocigosidad y el porcentaje de *loci* polimórficos alcanzaron el nivel mínimo esperado.

Un efecto similar se observó en *C. coyhaiquensis*, luego de la erupción del volcán Hudson, en la Patagonia. El valor de polimorfismo en 24 *loci* enzimáticos detectados en una población de Chile Chico, disminuyó de 20,8% a 8,3%, mientras que la heterocigosidad disminuyó desde 7% a 1% (Gallardo y cols., 1996).

Poblaciones y biología de la conservación

El desarrollo de la biología de la conservación ha sido impulsado por una crisis ambiental global denominada la sexta extinción. El registro de las extinciones en distintos grupos de organismos, tanto en las islas como en el continente, fluctúa entre 1% y 2%, desde el año 1600 en adelante. Desde entonces ha ido aumentando en forma exponencial, con un marcado incremento de amenaza para las biotas insulares (Frankham y cols., 2002). La cuantía de extinción entre 1975 y 2000 se estima en un millón de especies, mientras que la estimación desde 1980 hasta el 2000 indica entre 15 y 20%. Esto equivale a decir que se extinguen 2.000 especies vegetales por año en las zonas tropicales y subtropicales. A nivel global, estas cifras indican una tasa que fluctúa entre 8 y 11% por década. Con respecto a las especies arbóreas, se estima que entre 2 y 8% se habrán extinguido entre 1980 y 2015, y entre 5 y 15% se extinguirían para el año 2020 (Frankham y cols., 2002). Los factores primordiales que contribuyen a esta tasa de extinción están directa o indirectamente relacionados con el impacto humano. La población humana alcanzó los 6 mil millones de habitantes en 1999, y en los últimos 14 años ha aumentado un 20%.

La mayoría de los modelos sobre pérdida de variación alélica en poblaciones pequeñas asumen que todos los genotipos tienen igual adecuación, es decir, que son selectivamente neutros. Pero algunos estudios han mostrado que la selección contra los homocigotos ocurre durante los primeros estadios del desarrollo en plantas. Por lo tanto, la presunción de neutralidad puede estar errada. Los datos sugieren que a menudo hay una ventaja de los heterocigotos que afecta su tasa de pérdida. Se han dado tres explicaciones para la pérdida de heterocigosidad: depresión por endogamia, sobredominancia y selección. Pero independientemente de su causa, la ventaja de los heterocigotos predice que bajo un modelo neutral la tasa de pérdida será:

$$Ht = (1 - 1 / 2N)^t H_o$$

La diversidad genética es crucial para mantener la plasticidad adaptativa en términos evolutivos. Los cuellos de botella demográficos tienen importantes implicancias genéticas derivadas del tamaño poblacional reducido y de la fragmentación del hábitat. En efecto, la pérdida de variabilidad genética está directamente relacionada con la severidad del cuello de botella (Maruyama y Fuerst, 1985a, b). En mamíferos se han reportado casos paradigmáticos de erosión genética. El más conocido es el que afecta al guepardo *(Acynonix jubatus)* que ha sido perseguido históricamente por el valor de su piel. Recordemos que, asociado al cuello de botella, se produce un efecto de endogamia que se traduce en una depresión severa de los componentes de la adecuación darwiniana. La alta frecuencia de las malformaciones que se observan en los

espermios de los guepardos, es prueba fehaciente de este efecto nocivo. Además, es tal el nivel de homocigosis (estimado por la similitud de su respuesta inmune), que los trasplantes de piel no muestran signos de rechazo inmunológico, como si fueran gemelos univitelinos respecto del complejo mayor de histocompatibilidad (O´Brien y cols., 1985, 1987). El peligro de la homogenización genética radica en que todos los animales tendrán una respuesta isomórfica frente a un nuevo agente patógeno. Mientras ello no ocurra, las poblaciones pueden considerarse saludables; pero si dicho genotipo fuese susceptible a los patógenos, se produciría una mortalidad generalizada, ya que todos los animales serían susceptibles. Una situación similar se ha descrito para el elefante marino de California. Esta especie fue tan intensamente cazada en la década de los 70 que solo sobrevivieron unos 30 individuos. Posteriormente, la especie fue protegida para recuperar el tamaño poblacional diezmado. No obstante, la variabilidad genética de la población actual es la que existía en esos 30 sobrevivientes (Bonnell y Selander, 1974). Es preciso recalcar que aunque una especie diezmada logre recuperarse numéricamente, la erosión genética no se revierte al incrementarse el tamaño poblacional. En el caso de los cuellos de botella históricos, la escasa variabilidad genética existente en la actualidad se interpreta inductivamente como el reflejo de un proceso de depauperización genética que ocurrió en el pasado. Pero en el caso de los roedores subterráneos *(Ctenomys)* cuyas poblaciones se diezmaron por una erupción volcánica, existían estimaciones previas (Gallardo y Köhler, 1994; Gallardo y cols., 1996). Por lo tanto, dichas estimaciones no son inferenciales sino directas.

La depauperización genética también se ha interpretado como resultante de selección natural. Esta perspectiva se centra en la hipótesis de la amplitud del nicho, cuya formulación sostiene que la variabilidad genética es proporcional al nicho ecológico del organismo en cuestión (Nevo, 1979). Por ejemplo, si la temperatura es muy constante en el mar o en los túneles habitados por organismos subterráneos, su estabilidad impondría un régimen de homoselección (selección para homocigosis) que se traduciría en escasa variabilidad genética. Para discernir entre factores direccionales y estocásticos es preciso tener estimaciones en el tiempo. En este sentido, si no se hubiese conocido el nivel de variación genética de *Ctenomys* antes de la erupción volcánica, la escasa variabilidad remanente luego de la catástrofe podría haberse atribuido a homoselección.

Tamaño poblacional efectivo (N_e)

Para estimar adecuadamente el efecto de la deriva génica en poblaciones en riesgo, debemos conocer el número de individuos que contribuyen activa-

mente con alelos a la próxima generación *(Ne)*. El tamaño poblacional efectivo *(Ne)* generalmente es menor que el número total de individuos que la componen. Solo si las poblaciones tienen igual proporción de sexos, el número total de individuos puede ser igual al *Ne*. En todos los otros casos, *Ne* es siempre menor. El *Ne* para poblaciones de especies diploides con reproducción sexual e igual proporción de sexos se estima por la fórmula:

$$N_e = \frac{4\,(N_m \times N_h)}{(N_m + N_h)}$$

N_m = número de machos

N_h = número de hembras

Si la proporción de sexos no es 1:1, la variabilidad existente en la población no coincide con el número de individuos. Supongamos que la proporción de sexos es 1 macho : 9 hembras en una población de 100 ciervos. Entonces,

$$N_e = \frac{4\,(10\,x\,90)}{(10 + 90)} = 36$$

Esto equivale a decir que la población de 100 ciervos perderá su variabilidad genética tan rápidamente (o se comportará) como una población panmíxica formada por 18 machos y 18 hembras.

Influencia de las fluctuaciones poblacionales sobre el N_e

Las fluctuaciones ambientales hacen poco probable que las poblaciones en riesgo mantengan el mismo tamaño poblacional en el tiempo. El mismo efecto puede producirse por intervención antrópica. Cuando el número de individuos de una población varía a través de las generaciones, el tamaño poblacional efectivo no es el promedio aritmético de las fluctuaciones individuales, sino el promedio armónico del tamaño poblacional en cada generación *(t)*. Supongamos que se desea determinar el tamaño poblacional efectivo *(Ne)* a largo plazo en una población que durante 9 generaciones se ha mantenido con 100 individuos y en una sola generación descendió a 25. La fórmula dada a continuación ilustra estos casos:

Nt = número de individuos en cada generación

N_e = tamaño poblacional efectivo

t = número de generaciones

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1\,(1/N_1 + 1/N_2 + 1/N_3 \ldots 1/N_t)}{t}$$

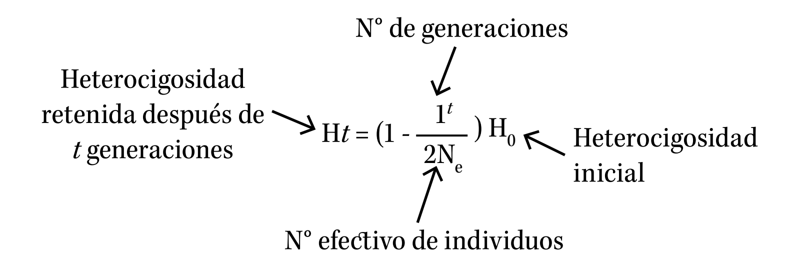
$$1/N_e = 1/10\,(9/100 + 1/25) = 1/77$$

$$N_e = 77$$

Del cálculo anterior se desprende que la reducción numérica drástica acaecida en una sola generación influye muy negativamente sobre el *Ne*. Aunque por

nueve generaciones el tamaño poblacional fue 100, una sola generación de 25 individuos hizo caer el *Ne* de 100 a 77 individuos. Así, esta población perderá tanta variabilidad como si hubiese estado compuesta de 77 individuos durante las 10 generaciones. Las implicancias de estas fluctuaciones en poblaciones naturales en riesgo de extinción son obvias.

Una pregunta adicional que se puede responder en este sentido, consiste en determinar qué proporción de la variación genética es retenida en las poblaciones cuando ocurren sucesivos cuellos de botella. La fórmula es esta:



Usando esta fórmula, el porcentaje de la varianza genética remanente después de *t* generaciones se aprecia en la *Tabla 5-6.* Nótese que a medida que la población es más pequeña, la variación se pierde mayoritariamente por eventos estocásticos. Además, a medida que aumentan las generaciones, se pierde una mayor proporción de variabilidad genética en las poblaciones pequeñas.

	Generaciones			
Tamaño poblacional	**1**	**5**	**10**	**100**
2	75	24	6	<<1
6	91,7	65	42	<<1
10	95	77	60	<1
20	97,5	88	78	8
50	99	95	90	36
100	99,5	97,5	95	60

Tabla 5-6 Varianza remanente
Porcentaje de la varianza alélica remanente en poblaciones hipotéticas. La varianza está relacionada con el número de individuos y su pérdida aumenta a medida que transcurren las generaciones.

Efecto fundador

Corresponde al efecto de deriva génica ocasionado cuando una población se origina con muy pocos individuos. Este número limitado de fundadores puede originar un severo efecto de deriva y concomitantemente, un efecto de endogamia. El número de alelos que se pierde en estos casos se puede cuantificar de la siguiente forma:

N° de alelos originales en un *locus* dado

N° de alelos remanentes → $E = \sum m - (1 - P_j)^{2N}$ ← N° de fundadores

Frecuencia

A modo de ejercicio, supongamos que el número de alelos *(m)* en una población fundadora hipotética, formada por dos individuos, sea 4. La frecuencia de estos alelos es: $p1 = 0{,}70$; $p2 = p3 = p4 = 0{,}10$. Entonces, el porcentaje de alelos retenidos será:

$$E = 4 - \sum [(1-0{,}70) + (1-0{,}10) + (1-0{,}10) + (1-0{,}10)^4] =$$
$$4 - (0{,}0081 + 0{,}6551 + 0{,}6551 + 0{,}6551) = 2{,}02$$

Este valor indica que la pérdida de alelos alcanza al 50%, pues quedan dos alelos remanentes luego de una generación bajo efecto fundador. Una estimación del número de alelos remanentes en poblaciones fundadoras compuestas por diferente número de individuos se detalla en la *Tabla 5-7.*

	Frecuencia alélica (Caso 1)	Frecuencia alélica (Caso 2)
Número de individuos (N)	$P_1 = 0{,}70; P_2 = P_3 = P_4 = 0{,}10$	$P_1 = 0{,}94; P_2 = P_3 = P_4 = 0{,}02$
1	1,48	1,12
2	2,20	1,23
6	3,15	1,64
10	3,63	2,00
50	3,99	3,60
>> 50	4,00	4,00

Tabla 5-7 Alelos remanentes según el tamaño poblacional
Número promedio de alelos retenidos luego de un efecto fundador, en dos poblaciones hipotéticas que difieren en sus frecuencias alélicas.

De estos resultados se desprende que:

1. Se pierden más alelos en la población con menor número de individuos.

2. Los alelos en alta frecuencia no son influenciados, mientras que aquellos en baja frecuencia son alterados significativamente.

3. A corto plazo, la pérdida de alelos raros puede que no sea importante, especialmente en ambientes benignos.

4. A largo plazo, tales alelos podrían haber sido evolutivamente cruciales. Aun se discute si desde una perspectiva conservacionista es más importante la pérdida de los alelos raros o la pérdida de la variación *per se.*

Como estamos analizando poblaciones pequeñas, ¿qué ocurre con la heterocigosis si la población aumenta su tamaño en el tiempo? Supongamos que la población original se triplica en cada generación, en un período de 10 años. Es decir, aumenta de 2 a 6, 18, 54, 162, 468, 1.458, 4.374, 13.122, hasta 39.366 individuos. En este caso, tal como en el cálculo del *Ne* cuando hay fluctuaciones numéricas temporales, la varianza remanente se estima por el promedio armónico (N_{ar}) y utiliza los 10 valores de *N:*

$$\frac{1}{N_{ar}} = {}^{1}/_{t}\,(1/N_1 + 1/N_2 + \ldots + 1/N_{10}) = 13{,}2 \text{ (promedio armónico de } N)$$

$$Ht = [1-½(13{,}2)]^{10} \text{ x } 100 = 67{,}9\%$$

Se aprecia una retención que alcanza al 68% de la variación, de modo que un solo cuello de botella no erosiona toda la variación genética existente. Por lo tanto, cualquier programa de genética de la conservación debe determinar con certeza si la población se mantuvo reducida o si se recuperó rápidamente. Recuérdese que la mantención de bajos tamaños poblacionales en el tiempo es el principal factor erosionante de la variabilidad genética.

Controversias poblacionales

Alrededor de 1930 se intentaba enfatizar el aspecto experimental de la evolución poblacional. En esta dirección, el uso de nuevas técnicas utilizadas por Dobzhansky, en *Drosophila,* posibilitó los análisis genético-cuantitativos de poblaciones mantenidas en el laboratorio. Estos experimentos fueron necesarios y lograron establecer conclusiones generales, aunque hubo grandes diferencias de opinión y serias controversias.

Una de ellas se dio entre R. Fischer y S. Wright, en relación con la teoría del balance (o equilibrio) desplazable (*shifting balance*), generada por este último. Dicha teoría se desprende de los estudios de endogamia e interacción génica en cobayos y en análisis de la historia del ganado vacuno de cuernos cortos. Según Wright, el problema con la selección natural radicaba en estas interrogantes: *¿Cómo podrían evolucionar las interacciones complejas si en su*

totalidad eran beneficiosas mientras que los componentes individuales no lo eran? y *¿Cómo una población podía reemplazar un conjunto de genes coadaptados hacia otro estado (aun mejor) si es que los estadios intermedios estaban poco adaptados?* Su solución fue postular grandes poblaciones con muchas subpoblaciones parcialmente aisladas. Una de tales subpoblaciones podría derivar hacia una combinación génica favorable, crecer desproporcionadamente y exportar migrantes a otros grupos aledaños, hasta diseminar dichas combinaciones en toda la población. Esta solución fue duramente criticada por Fischer, porque la subdivisión poblacional requería un delicado balance de sus respectivas tasas de migración inter-subpoblacionales. Además, debido a la heterogeneidad ambiental, el paisaje del *fitness* era irreal ya que, en vez de alteraciones fenotípicas particulares, los cambios debían aumentar la adecuación. Para Fischer, en cambio, las poblaciones grandes eran ventajosas porque podían albergar genes mutantes y los efectos del azar se minimizaban. Su triunfo consistió en demostrar que la selección natural actúa sobre el componente aditivo de la varianza genética, según se define por los cuadrados mínimos. Para los neutralistas, en cambio, la teoría podía predecir el aumento de la adecuación, pero era incapaz de explicar la formación de elefantes, hongos, etc. (Crow, 2008). Wright nunca pudo responder estas grandes preguntas mediante experimentación y se enfocaba más bien en evidencias indirectas y en la lógica matemática.

La controversia por la heterosis: dominancia *versus* sobredominancia

El éxito con la hibridización del maíz puso en evidencia que los híbridos entre dos líneas endogámicas mostraban un mayor rendimiento que el de las respectivas poblaciones panmíxicas progenitoras. De acuerdo a la hipótesis de la sobredominancia, el rendimiento superior de los híbridos se debía a que los *loci* del heterocigoto tenían un mejor desempeño que el de los homocigotos. En cambio, la hipótesis de la dominancia establecía que los efectos recesivos deletéreos en los híbridos (heredados de uno de los progenitores) quedaban enmascarados por los alelos dominantes del otro. Aunque inicialmente tuvo prevalencia la hipótesis de sobredominancia, más tarde fue desplazada por su oponente. Al menos en el maíz, existe evidencia sólida de que gran parte de la varianza genética muestra dominancia aditiva y que el efecto epistático es cuantificable, pero de poca monta.

Estructura poblacional y la contienda entre la hipótesis clásica *versus* la del balance

La hipótesis del balance, postulada en 1955 por Dobzhansky, apuntaba a convertir la evolución y la genética poblacional en disciplinas experimentales a fin de acallar las voces disidentes. La hipótesis del balance señala que si un

locus determinado es sobredominante a nivel génico, entonces la mayoría de ellos son heterocigotos. En cambio la hipótesis clásica señala que para la mayoría de los *loci* hay un alelo normal, usualmente dominante, y que la variabilidad se debe a nuevas mutaciones, polimorfismos transientes, migración, y efectos similares. Al ser transientes, los polimorfismos balanceados no son un componente importante de la estructura poblacional. El punto de disputa entre ambos modelos tiene que ver con el porcentaje de varianza fenotípica y genética atribuible a cada mecanismo. Era sabido que un pequeño número de *loci* sobredominantes podía contribuir desproporcionadamente a la varianza poblacional. Consecuentemente, una gran fracción de los *loci* individuales era sobredominante. Pero Dobzhansky, aunque argumentaba lo contrario, no logró demostrar la superioridad de los heterocigotos. De hecho, los estudios electroforéticos generaron una gran cantidad de datos sobre la variabilidad, pero no lograron establecer sus verdaderas causas. Debido a ello, R. Lewontin sostuvo que el gran problema experimental de la genética poblacional dependía de la correcta interpretación de los polimorfismos existentes en prácticamente todos los organismos. Lamentablemente, la cuestión de fondo no se resolvió satisfactoriamente para ninguno de los dos bandos: simplemente se abandonó. En general, las controversias no contribuyeron a una mejor comprensión, no lograron resolver el origen de la variabilidad ni los mecanismos selectivos que operan en ella. Simplemente dejaron de ser relevantes, sin haberse resuelto (Crow, 2008).

Origen de la variación

A principios del siglo XX se desarrollaron las bases de la genética moderna y de la biología evolutiva que, al diferenciar entre fenotipo y genotipo, servía de baluarte para excluir el lamarckismo. La biología evolutiva moderna se construyó sobre el modelo genético mendeliano de herencia, aunque se sabe que este modelo es incompleto al suponer que parte del organismo tiene que ser copiado en la descendencia e incluir por lo tanto algún tipo de información codificada. Sin embargo, la evidencia empírica apunta hacia una serie de mecanismos hereditarios *no genéticos* que operan en conjunto con los genéticos (Bonduriansky, 2012). Sus efectos pueden ser transgeneracionales y generar variación heredable, como lo ejemplifica la transmisión de la variación epigenética, citoplásmica, somática, nutricional, ambiental y conductual (Bonduriansky y Day, 2009). Lo importante aquí es que la información existente en el sistema generativo parental es causalmente responsable de la información del sistema descendiente. De tal manera, se genera otro sistema generativo de información como un patrón específico o una configuración de relaciones arbitrarias pero amistosas entre elementos definidos, como entre organismos, células o moléculas. En tal sentido, la evolución representa un cambio

en la información (el fenotipo) del sistema generativo de un linaje a través de las generaciones, independiente del mecanismo generador de linajes (Salazar-Ciudad, 2008). Bajo esta visión, el ambiente constituye todo lo que no es el sistema generativo en sí mismo y en donde los sistemas generativos individuales no evolucionan, sino que se desarrollan.

El descubrimiento de las leyes de Mendel, los procesos de la meiosis y la fertilización, la estructura del código genético, etc., reforzaron la idea de que los genes eran el agente exclusivo de la herencia. Se dio inicio así a un modelo simple y elegante pero restrictivo, que persiste todavía. Veamos algunos de estos hitos.

T.H. Morgan contribuyó a la síntesis neodarwiniana y a los problemas de la herencia cuya fuente última de variación eran las mutaciones. En sus trabajos con *Drosophila,* dio especial relevancia a las mutaciones heredables como la única forma de impactar el proceso evolutivo. Al resolver el problema de la herencia que Darwin no había logrado esclarecer, estaba convencido de poder examinar críticamente la teoría de la selección natural bajo el prisma mendeliano (Morgan, 1888). La evolución ocurría por la incorporación de mutaciones beneficiosas, mientras que las deletéreas no tenían ninguna posibilidad de establecerse. Como sabemos, la selección natural requiere de la preexistencia de variación para poder efectuar su rol depurador e incrementar la adecuación biológica. Por lo tanto, el descubrimiento de las mutaciones fue clave para el desarrollo matemático de la selección natural. El desarrollo de la mutagénesis experimental (física y química) permitió probar la dinámica de los alelos normales y mutantes a nivel individual y poblacional, sentando las bases para lo que sería la genética de poblaciones.

En la primera mitad del siglo XX, el estudio de la meiosis y la herencia ligada al sexo, en organismos modelo, cobró gran relevancia como fuente de variación. El entrecruzamiento y la recombinación originaban nuevas combinaciones de genes, contribuyendo decididamente a la variación interespecífica. A nivel celular, los cambios cromosómicos numérico-estructurales eran otra fuente de variación y también de aislamiento reproductivo. Se contaba entonces con toda una artillería estructural que generaba materia prima para que la selección natural modelase la biodiversidad mediante eliminación de los inadaptados.

En la década de los 70, las fuentes de variación invadieron el mundo microbiano al descubrirse la parasexualidad y la recombinación en bacterias, mediadas por el factor *F.* También se descubrió la recombinación genética en los bacteriófagos y su asociación lítica/lisogénica por medio de transducción bacteriana. Estos procesos mostraron que los microbios realizaban intercambios genéticos no imaginados, al tiempo que señalaban que ciertos virus

podían actuar como vectores de alta eficiencia y de pronto transformar su ciclo de vida hacia la lisogenia.

En la próxima década se descubrieron los elementos genéticos móviles o elementos transponibles, las secuencias de inserción y los plasmidios. Estos hallazgos indicaron que los genes no estaban anclados a los cromosomas y que existía una variedad de otros elementos que contribuían a la variabilidad en una forma heterodoxa. Los elementos transponibles son el componente más importante de los genomas eucariontes, dando cuenta de aproximadamente el 50% del genoma humano y de hasta el 70% en algunas plantas (Habibi y cols., 2015). Corresponden a fragmentos de ADN que pueden insertarse en diferentes *locus* cromosómicos y a menudo hacen copias de sí mismos durante el proceso. Los elementos transponibles pueden alterar la expresión génica y reestructurar los genomas al inducir reordenamientos cromosómicos. También pueden causar mutaciones, duplicaciones de secuencias y conexiones que ligan la actividad transposónica con las enfermedades (Singh y cols., 2014). Se les clasifica según si el intermediario de la transición es el ARN o el ADN (Wessler, 2006). La dinámica de transposición y la permeabilidad de los genomas frente a estas *partículas infecciosas*, al principio se atribuía solo al mundo microbiano. Más tarde demostró ser mucho más generalizada pues se encontraron en *E. coli* y el maíz *(e.g.,* los genes saltarines de Bárbara McClintock). Los elementos transponibles cambiaron radical y definitivamente la visión del genoma estático por una de permeabilidad genética y dinamismo constante. Actualmente sabemos que los transposones operan a todo nivel de complejidad y que están involucrados en las más diversas expresiones de la herencia nuclear.

Sin embargo, el vuelco más significativo hacia la comprensión de la dinámica genética microbiana intra y transespecífica y la variación interindividual se inició con la TGL (Doolittle, 1999a, b). Estos estudios abrieron una caja de Pandora y evidenciaron que los 3000 Ma de evolución bacteriana no constituyen una insípida *stasis* evolutiva, sino un crisol donde se originó gran variación genética e interacciones genómicas cooperativas. En cuanto a su envergadura, la TGL cubre un gran espectro de variación porque lateralmente se pueden transferir genes, cromosomas y genomas en un abanico taxonómico que cubre desde las bacterias hasta las angiospermas y los mamíferos *(p 408).* En bacterias, la transferencia lateral de ADN no codificante genera diferencias en el repertorio proteico, altera las capacidades ecológicas y metabólicas, y da cuenta de la plasticidad fenotípica. Los genes bacterianos pueden fluctuar rápidamente entre distintos modos regulatorios por la adquisición de regiones promotoras divergentes no homólogas, transferidas lateralmente (Oren y cols., 2014). También, las angiospermas han adquirido

genomas mitocondriales completos y genes provenientes de musgos, algas verdes y otras angiospermas (Rice y cols., 2013). Por ejemplo, el análisis genómico de *Arabidopsis* señaló que 18% de sus genes codificantes se adquirieron desde las cianobacterias (Martin y cols., 2002).

El origen híbrido o quimérico de los eucariontes (Koonin, 2010; McInerney, y cols., 2014; Ku y cols., 2015), los nuevos rasgos en los metazoos (Boto, 2015) o el incremento del espectro lumínico de los helechos (Li y cols., 2014) son claros ejemplos de la permeabilidad que caracteriza a los genomas. Así, se incorpora permanentemente material genético metagenómico (o de otros organismos), al tiempo que se adquiere una adaptación prácticamente inmediata. En síntesis, el caudal de variantes genéticas que un linaje de organismos ha acumulado en su trayectoria evolutiva se acopla con el de su apareante o conjugante, se fusiona de algún modo y da origen a una entidad más compleja que la suma de sus partes constituyentes. Estos son los fundamentos de la visión endosimbiótica, donde la adquisición de genomas y su integración coherente genera novedad cooperativa intra o interfilética (Margulis y Sagan, 2002).

Una de las formas más eficaces de incrementar la variabilidad genética (y duplicar el tamaño genómico) lo constituye la poliploidía o duplicación genómica total. Sin embargo, el fenómeno no se considera relacionado con el incremento de la variación. Se argumenta que las grandes transiciones evolutivas (origen de los cordados, de los tetrápodos, de las angiospermas, etc.) están asociadas causalmente con este fenómeno. Aunque el proceso es conocido en los animales, se le considera como una peculiaridad más que como un proceso eficaz de hibridización de linajes que incremente sustancialmente la variación genética, el tamaño del genoma y la diversidad morfológica. La hipótesis 2R y 3R en los animales, y 5R en las plantas, son claros ejemplos de la hibridización que aumentó la variación ***(p 420)***.

Debido a su permeabilidad celular y genómica, los organismos intercambian información genética codificante o regulatoria y adquieren propiedades nuevas sin mediar la herencia mendeliana o las mutaciones. Ahora bien, si los intercambios genéticos mencionados son interfiléticos, sus efectos son más drásticos que lo que postula el gradualismo filético. Así se pueden originar animales quiméricos, como lo sugieren algunos fósiles de Burgess Shale y como se postula respecto del origen de las larvas (Williamson, 2003). El quimerismo genético se aprecia a niveles tan elementales como en los virus de hebra simple cuyos dominios funcionales se heredaron desde diferentes familias. Este hallazgo, sumado al origen quimérico de la célula eucarionte, no hace sino subrayar el rol de la recombinación genética en la emergencia de la variación mediante nuevos grupos virales en la base del árbol de la vida (Krupovic y cols., 2015).

Los ejemplos arriba mencionados y empíricamente comprobados, demuestran que el origen de la variación no es mediante competencia de todos contra todos por el éxito reproductivo. Tampoco parecen ser los factores abióticos sino los bióticos los que dan cuenta en gran parte de la variación, de las adaptaciones, las novedades evolutivas y el cambio macroevolutivo (Voje y cols., 2015). La genética del desarrollo ha revelado que la arquitectura de la vida surge a partir de principios organizadores basados en interacciones moleculares y jerarquías complejas que requieren múltiples factores que cooperan mutuamente (Weiss y Buchanan, 2009). La visión actual trasciende el rol de las mutaciones aleatorias y puntuales de organismos modelos y deja atrás la importancia desmesurada que se atribuye a la recombinación meiótica como fuente de variación. La *sobrevivencia del más apto*, modulada por selección operando incesantemente sobre mutaciones aleatorias, ha servido como eslogan para una visión que tuvo su auge en el siglo XX. Pero el progreso científico del siglo XXI señala que la transferencia lateral, la hibridización, la poliploidización con fusión de genomas son generadores de verdadero *flujo génico* a través de la biosfera.

Genética cuantitativa

Las ideas de Fischer han tenido un alto impacto en los modelos de evolución fenotípica neodarwiniana. La variación genético-cuantitativa considera el control genético del fenotipo como una *caja negra*, limitándose a describir sus propiedades estadísticas y a predecir el comportamiento de los genes en o cerca del equilibrio. El análisis de varianza, que estima el rol de la selección natural, es un caso especial de un modelo lineal general. Una segunda presunción se refiere a la aditividad de los efectos, relegando cualquier interacción (epistática o de genes/ambiente) a un rol menor. Estos modelos han sido utilizados por más de un siglo para describir y predecir la evolución de la plasticidad fenotípica inducida por selección natural o artificial (Falconer, 1989; Pigliucci, 1996).

Las presunciones del modelo cuantitativo involucran linearidad entre el fenotipo y el genotipo, aditividad de los efectos, normalidad de la variación y condiciones de equilibrio. Pero además asumen constancia de los paisajes adaptativos, constancia de la matriz G y de la matriz de varianza-covarianza usada para evaluar los efectos. Recordemos que el análisis de varianza, usado para estimar el rol de la selección natural, es un caso especial de un modelo lineal general. Entonces, la descripción del cambio evolutivo bajo selección descansa en las propiedades de la matriz G y en las estimaciones de la matriz de varianza-covarianza. Con ello, la evolución de las normas de reacción del

fenotipo se reduce a una descripción puramente estadística de las trayectorias evolutivas y no informa acerca de los mecanismos genéticos subyacentes (Pigliucci y Schlichting, 1997).

La genética cuantitativa es una aproximación funcional a la evolución, toda vez que intenta comprender la organización mostrando que las partes (y el comportamiento de los organismos) son soluciones a ciertos problemas de diseño, resueltos por la selección natural. Los biólogos funcionales se preguntan *¿Qué problema se resuelve?, ¿Por qué este problema es un problema? ¿Por qué esta solución es mejor que otras?* Estas preguntas se responden generalmente mediante la descripción de mecanismos inferidos por analogía. Las conclusiones se obtienen por experimentación en condiciones controladas y una aproximación reduccionista que, para muchos, carece de un punto de vista biológico propio (Wouters, 2005).

Por ejemplo, los efectos epistáticos (resultantes del control génico negativo y positivo) reflejan ausencia de linearidad en la regulación génica, de modo que no se ajustan a la aditividad requerida por el modelo. Consecuentemente, se incluyen indirectamente en las matrices G y, por lo mismo, no son detectados por esa manera de estimar la selección natural. Como resultado, se produce una simplificación extrema del fenotipo. Aun más, la trayectoria evolutiva de los fenotipos se asume lineal, de modo que las predicciones a largo plazo se basan en iteraciones de las ecuaciones iniciales. Este extrapolacionismo junto a la presunción de que los cambios poblaciones tienen efectos infinitesimales, yace en el corazón de un neodarwinismo funcional que se limita a un análisis estadístico y no causal (Jablonski, 2000). Ante tal panorama, las conclusiones inherentes a la plasticidad fenotípica pueden ser estadísticamente válidas, pero su relevancia biológica es cuestionable. Por lo tanto, es necesario sustituir la visión centrada en la transmisión génica por una más compleja, que integre la genética, la biología del desarrollo y la ecología (Pigliucci, 2007). Para algunos investigadores, el estudio de la plasticidad fenotípica por un modelo genético cuantitativo clásico está siendo superado por nuevas aproximaciones y avances empíricos (Pigliucci, 2005, 2010). Algo similar sucede con los modelos de la genética poblacional porque, aunque describen (con gran precisión) la trasmisión de los genes, no pueden explicar cómo se diferencian las poblaciones para alcanzar el aislamiento reproductivo que liga la microevolución con la macroevolución (Jablonski, 2000). El estudio de la coalescencia encierra la promesa de integrar el componente poblacional con el genealógico y así hacer contribuciones relevantes a la teoría evolutiva.

Selección natural y genética cuantitativa

La genética cuantitativa ha sido de gran apoyo teórico como aproximación funcional a la evolución, toda vez que intenta comprender la organización mostrando que el comportamiento de los organismos y sus partes son soluciones a problemas de diseño, resueltos por la selección. Estos modelos, basados en las ideas de R. Fisher sobre poblaciones grandes, presumen la existencia de muchos alelos con efectos infinitesimales y aditivos. Pero también establecen que la adaptación no es selección natural. En este contexto, la disección de los efectos genéticos y las mediciones estadísticas de la heredabilidad presuponen una relación idéntica entre los genes y su expresión fenotípica (Danchin y cols., 2011). También presumen constancia de los paisajes adaptativos, de la matriz G y de la matriz de varianza-covarianza. Pero es irreal creer en la mantención temporal de dichas varianzas desde el inicio de la divergencia entre dos linajes (Agrawal y cols., 2001). Como el análisis de varianza es un caso especial de un modelo lineal general, la descripción resultante descansa en las propiedades de ambas matrices. Entonces, la norma de reacción se reduce a una descripción puramente estadística de las trayectorias evolutivas y no dice nada sobre los agentes genéticos que explican el fenómeno.

Los efectos epistáticos de la plasticidad fenotípica se consideran de forma indirecta en los análisis porque no son aditivos, aunque la evolución a largo plazo de las proteínas está fuertemente constreñida por las interacciones epistáticas que afectan a la mayoría de las sustituciones aminoacídicas. Esta limitante sobresimplifica el fenotipo y extrapola la explicación por iteración de las ecuaciones y algoritmos iniciales. Frente a estas críticas, se propone la sustitución del modelo infinitesimal por uno que integre la herencia genética y no-genética, los factores epigenéticos y la ecología. Ello se sustenta porque epistemológicamente, la lógica y la cuantificación son herramientas inapropiadas para describir los organismos, sus interacciones y organización interna. Tal es así que los mecanismos no genéticos parecen ser la causa de la paradójica falta de heredabilidad de las variantes del ADN cuando se realizan asociaciones genómicas completas de rasgos paradigmáticos como la estatura y las enfermedades humanas (Maher, 2008). Actualmente, los estudios combinados de genética cuantitativa y genómica poblacional permiten identificar inequívocamente los genes involucrados en procesos adaptativos en vez de elucubrar sobre su rol a partir de correlaciones lineales (Nadeau y Jiggins, 2010).

El origen de la endotermia

El origen adaptativo de la endotermia en aves y mamíferos ha generado múltiples hipótesis mutuamente incompatibles que tratan infructuosamente de explicar su evolución (Watanabe, 2005; Kemp, 2006a). Mientras para unos la termorregulación habría sido seleccionada, para otros, la capacidad aeróbica habría sido el blanco de la selección. La sustentación adaptativa del origen de la endotermia supone beneficios reproductivos sustanciales *a priori* que compensen el gasto energético porque *las plantas y los animales optimizan el uso de la energía a fin de maximizar su adecuación darwiniana* (Nespolo, 2010). Entonces, el fundamento adaptivo de la endotermia en mamíferos es paradójico porque su adecuación darwiniana descansa en un mayor gasto energético. Además, si algo deja en claro la preponderancia taxonómica global, la diversidad demográfica, trófica, morfológica y distribucional de los taxa exotérmicos, es la incapacidad de la selección natural para promover la endotermia.

Ninguna hipótesis adaptativa sobre el origen de la endotermia cuenta con apoyo incontrovertible del registro fósil (Kemp, 2006a). Los perfiles estratigráficos, paleogeográficos y paleoecológicos señalan que el origen de los terápsidos obedece a una progresión correlacionada que condujo a mayores niveles de actividad metabólica y de regulación homeostática como respuesta a la estacionalidad de biomas del tipo sabana (Kemp, 2006a, b). Esta interpretación, puesta a prueba empíricamente, considera al organismo como un todo integrado dependiente de las interrelaciones y actividades de todas sus estructuras y funciones (Kemp, 2007a, b). Por lo tanto, sostiene que ninguna estructura o función tiene más importancia o puede estudiarse en forma independiente de otras, como se insinúa con el aumento de la temperatura de algunos órganos de peces (Dickson y Graham, 2004) o de las flores de la planta parásita del género *Raflesia* (Patiño y cols., 2002).

Un reciente intento de resolver la evolución de la endotermia utiliza la superposición de datos ecofisiológicos y secuencias génicas (supuestamente vinculadas a la termorregulación) sobre una filogenia que incluye reptiles, aves y mamíferos (Nespolo y cols., 2011). Para ello, usan la relación nucleotídica de sustituciones sinónimas/no sinónimas (*ds/dN*) y así demostrar el rol de la selección natural sobre el rasgo. Está implícito en esta proposición que, si se detecta selección positiva, se ha demostrado el origen adaptativo de la endotermia y se considera resuelto el problema. Pero la relación *ds/dN* y las pruebas estadísticas no necesariamente discriminan la selección positiva de otras causas y soslayan el hecho de que los rasgos pueden permanecer estables por largo tiempo y aun ser producto de la selección natural (Martins, 2000; Hughes, 2007; Lynch, 2011). Además, el uso de la teoría sistemática pa-

ra inferir las raíces históricas de una novedad evolutiva requiere diferenciar *grados* de *clados* en todo análisis filogenético. Un *grado* es un nivel de adaptación donde los organismos comparten similitudes por convergencia y dan como resultado agrupaciones polifiléticas. En cambio, el *clado* es un grupo natural que desciende de un solo ancestro común (Mayr, 1969). Por ejemplo, los reptiles forman un *grado* (mas no un *clado)* porque, aunque comparten ciertos rasgos entre sí, las aves y los mamíferos que descienden de ellos tienen características muy diferentes y únicas. Por el contrario, el *clado* tetrápodos se sustenta porque, aunque serpientes y ballenas no tienen extremidades, todavía llevan las marcas de su ancestría común con los otros miembros del grupo.

Como la endotermia es un grado y sus representantes forman una agrupación parafilética, su análisis transgrede los fundamentos de la metodología filogenética (Hennig, 1956; Griffiths, 1994). Otra presunción irreal que gravita sobre los supuestos genes de la endotermia consiste en creer que las secuencias actuales corresponden a las que tenía el ancestro hipotético de los vertebrados homeotermos, hace más de 320 Ma. Si consideramos la tasa de evolución genómica total entre ratones y humanos (0,52-0,65 por sitio; Rat Genome Secuencing Project Consortium, 2004) y un tiempo de divergencia de 75 Ma, la tasa de sustitución fluctúa entre $2{,}2x10^{-9}$ y $4{,}5x10^{-9}$ (Mouse Genome Sequencing Consortium, 2002). Si extrapolamos estas estimaciones hasta 320 Ma, la suposición de invarianza genómica y de las matrices usadas en su cuantificación es completamente distorsionada y los resultados carecen de relevancia biológica. Esta extrapolación ya es conocida y fue duramente criticada cuando se usó para determinar el origen espacial y calibrar el tiempo de origen de la *Eva mitocondrial*. En efecto, dicho análisis presumió que las secuencias actuales del chimpancé (usado como grupo externo) eran las mismas del ancestro del linaje *Homo-Pan* de hace 6-7 Ma (Cann y cols, 1987; Vigilant y cols., 1991; Maddison y cols., 1992; Loewe y Scherer, 1997). Entonces, cabe preguntarse, *¿qué hemos aprendido sobre el origen de la endotermia, del aspecto de los ancestros y las presiones ambientales que podrían haber impulsado su aparición? ¿Evolucionó el rasgo en forma gradual? ¿Por qué hay solo dos taxa endotérmicos y un sinfín de exotérmicos? ¿O es que los biólogos funcionales han desarrollado un punto ciego gigante? ¿O es que ciertos científicos foráneos en la arena evolutiva están reinventando un sinnúmero de malas ruedas*? (Lynch, 2007). En una cápsula: el origen de la endotermia continúa sin resolución a pesar de las publicaciones sobre el tema. *Se espera que los editores en jefe y los revisores cuestionen el valor de estas conclusiones con base estadística pero divorciadas de los procesos biológicos* (Hughes, 2007).

Pero no todas las búsquedas de selección positiva a nivel molecular han

sido inconducentes. La evolución de los pigmentos visuales (rhodopsinas) de los vertebrados ha marcado un antes y un después en la disciplina (Yokoyama y cols., 2008). Mediante métodos filogenéticos, técnicas bioinformáticas, ingeniería molecular y mucho trabajo de laboratorio, se ha establecido el origen adaptativo de las rhodopsinas en peces. Se diseñaron 11 rhodopsinas ancestrales, responsables de la sensibilidad lumínica. Los resultados indicaron que el reemplazo de aminoácidos ambiente-específicos ocurrió en solo 12 sitios, mientras que los 194 sitios restantes evolucionaron neutralmente. Cuando los mismos datos se analizaron inferencialmente por el método de codones (*ds/dN*) y probabilidades *a posteriori,* el resultado fue totalmente incorrecto. Así, el uso de codones como estrategia de búsqueda genómica parece detectar falsos positivos estadísticos más que los verdaderos agentes del proceso (Hughes, 2008). Al respecto, la conversión génica sesgada hacia la predominancia de GC es a menudo malinterpretada como casos de selección positiva (Ratnakumar y cols., 2010).

Loci **de rasgos cuantitativos (QTL)**

Una aproximación moderna al estudio de los rasgos cuantitativos utiliza la información genómica, pero su análisis sigue ligado al análisis de varianza, de modo que el resultado finalmente es probabilístico. Los *loci* de rasgos cuantitativos (QTL) corresponden a hipótesis donde regiones cromosómicas específicas contienen genes que contribuyen significativamente a la expressión de un rasgo cuantitativo. Como toda hipótesis, están sujetos a reinterpretación y revisión, de modo que su ubicación es provisional y, por lo mismo, su nomenclatura es fluida y transiente.

Los QTL se identifican generalmente por ligamiento y así se estima el grado de covariación entre los marcadores moleculares polimórficos y las mediciones de los rasgos fenotípicos. El fin último de esta disección de los rasgos cuantitativos es identificar los genes involucrados en su expresión y así comprender su rol y función celular. La fidelidad y precisión en la ubicación de los QTL depende en parte de la densidad del mapa de ligamiento que se haya creado. A mayor densidad del mapa, más precisa es la ubicación del supuesto QTL. Lamentablemente, contra más denso sea el mapa mayor en la probabilidad de detectar QTL falso positivos. Cuando los QTL son mapeados en una o varias regiones cromosómicas relativamente pequeñas se usa, por ejemplo, el clonamiento posicional para aislar genes específicos. En general, los rasgos complejos están condicionados por uno o más *locus* que a menudo interactúan en formas muy complejas, de modo que su expresión puede ser influenciada por factores no genéticos. Por lo tanto, su análisis no es sencillo ni las predicciones son siempre acertadas.

Capítulo 6

Especies y Especiación: Realidad, Proceso y Resultado



En **El Origen de las Especies** Darwin sostuvo que la especiación y la presencia de fósiles se explican por procesos naturales, fundamentales en el proceso evolutivo. Desde entonces, se considera que las especies son unidades cruciales para aumentar la diversidad orgánica del planeta. El análisis de los fósiles ha destronado la antigua creencia de que todas las especies se formaron al unísono. Se supone que las especies son el punto de inflexión entre la microevolución a nivel poblacional y la macroevolución que se observa a nivel supraespecífico. En la práctica, la especiación debe reconstruirse a partir de los resultados. Por tal razón, existe una controversia persistente y desconcertante sobre la definición de especie. Sin embargo, tres son las aproximaciones más importantes: **a)** fertilidad y aislamiento reproductivo, **b)** diferenciación filogenética y **c)** diferenciación ecológica. Al primer grupo pertenece el concepto de especie biológica impulsado por Mayr, quien se enfocó en el aspecto sistemático y biogeográfico de la especiación, enfatizando que las especies son entes reales y unidades adaptativas fundamentales.

Las especies

Es importante mantener la distinción entre los conceptos de especie y los criterios para reconocerlas. El concepto de especie dice relación con el tipo de entidad que está representada en esa categoría y su designación. En cambio, el criterio de especies es un estándar para juzgar si una entidad particular califica o no para ser miembro de esa categoría. Aunque los conceptos y los

criterios de especie están claramente relacionados, su malinterpretación equivale a confundir una enfermedad con sus síntomas (De Queiroz, 1998).

El *concepto biológico* de especie enfatiza las barreras reproductivas entre individuos de distintas poblaciones. Es decir, usa un criterio basado en los efectos de la divergencia sobre el apareamiento potencial. Sobrepasado ese nivel, los organismos ya no pueden aparearse en condiciones naturales ni dejar descendencia. El énfasis en el aislamiento reproductivo deriva de los estudios en laboratorio, realizados por Dobzhansky (1970) y Dobzhansky y cols. (1977), en *Drosophila*. El objetivo era apoyar la tesis neodarwiniana y demostrar que, bajo un régimen de selección divergente sostenido, una población heterogénea (en relación al número de quetas torácicas) daría origen a dos especies distintas. Como luego de 30 generaciones los cruzamientos isomórficos (alto x alto; bajo x bajo) eran mucho más frecuentes que los heteromórficos (alto x bajo o viceversa), se concluyó que se había logrado un estado incipiente de especiación y que si la tendencia se extrapolaba en el tiempo, se completaría el aislamiento reproductivo y se habría demostrado la formación de especies. Llama la atención que aunque el número de quetas ha sido criticado como indicador de aislamiento reproductivo, la conclusión extrapolacionista sobre el número de quetas y su estricto control poligénico, se basó en resultados contradictorios. Pero el ejemplo se sigue usando en ciertos textos clásicos y constituye la argumentación paradigmática sobre el rol de la selección en la generación de nuevas especies.

Con respecto a la *aproximación filogenética,* hay variantes. Una de ellas requiere que las especies sean taxa monofiléticos, posibles de discriminar. Se argumenta que filogenéticamente las especies son grupos de organismos (o linajes evolutivos), individualizados por un origen evolutivo único, causalmente integrado mediante la reproducción. Bajo esta visión, la reproducción y el origen evolutivo único son propiedades necesarias, relacionales y causalmente eficaces para determinar la realidad de las especies (Assis, 2011a). Nótese que el origen único excluye por defecto a todos los alopoliploides, principalmente vegetales, que tienen origen múltiple (Soltis y cols., 2014a, b; *p 420).*

Una tercera aproximación define las especies como linajes que ocupan una *zona adaptativa* mínimamente diferente de otros linajes dentro de su rango de distribución. Los linajes evolucionan separadamente de otros linajes similares por fuera de dicho rango. La distinción entre linajes se asume resultante de las fuerzas selectivas diferenciales que operan en sus respectivas zonas adaptativas. Esta presunción *ad hoc* carece de soporte empírico generalizado.

Estas tres aproximaciones se refieren a distintos tipos de taxa que, por su heterogeneidad, no pueden aunarse en una sola definición certera de lo que es una especie natural.

Para los proponentes de la aproximación interreproductiva, los cruzamientos y el aislamiento reproductivo son las fuentes más importantes para la estabilidad o identidad de las especies. Para los que sostienen una aproximación ecológica, la selección natural es el factor más importante y para los que profesan la aproximación filogenética, existen varios procesos responsables de su cohesión (entrecruzamientos, selección estabilizante, canalización del desarrollo, homeostasis genética, etc.). Otra diferencia estructural entre estas aproximaciones es que las especies filogenéticas deben ser monofiléticas mientras que las especies ecológicas o las unidades reproductivas pueden ser, además, parafiléticas. En este contexto, los taxa monofiléticos y las especies se han conceptualizado como individuos, entendidos como un todo complejo compuesto de elementos con continuidad espacio temporal y cohesividad sujeta a cambio evolutivo (Assis, 2011b).

La aproximación reproductiva también requiere flujo génico y aislamiento, danzando en un delicado balance teórico. En cambio, la aproximación ecológica y la filogenética pueden dar cabida a organismos asexuados, resultantes de selección, homeostasis y canalización genética. Los taxa parafiléticos no pueden formar especies bajo la aproximación filogenética, pero pueden formarlas en las otras dos aproximaciones. Una tercera discrepancia tiene que ver con los factores ecológicos. Así, un linaje de organismos que carece de un régimen selectivo compartido no puede formar especies bajo la aproximación ecológica; pero puede hacerlo bajo las aproximaciones filogenética o de unidades reproductivas. Las ideas basadas en la selección actuando sobre el grupo y no sobre el individuo tuvieron poco impacto sobre el concepto biológico de especie (Mallet, 2010).

Considerando que la mayor parte de los microorganismos no forman clados de especies debido a la TGL, entonces la condición de monofilia no es relevante para la vida microbiana. Consecuentemente, no existe una propiedad explicatoria que sea además distintiva y común para todos los taxa llamados especie. Cuando los seguidores de la aproximación reproductiva dicen que los organismos asexuados no forman especies, están haciendo un reclamo conceptual u ontológico, pero no operacional. Y cuando los seguidores de la aproximación filogenética dicen que los taxa parafiléticos no forman especies, no aseveran un atributo derivado de la evidencia sino uno relacionado con la naturaleza misma de las especies. Con todo, algunos autores han sugerido abandonar el concepto de especie y reemplazarlo por un nuevo sistema que describa grupos de organismos basados en las diferencias que mantengan con otros grupos. Esta propuesta se asemeja peligrosamente al feneticismo de Sokal y Rohlf de los años 80. Otros, consideran que esta propuesta no es práctica ni necesaria. El pragmatismo de la estabilidad y la continuidad favo-

recen mantener el concepto de especie, aunque enfatizan la necesidad de especificar claramente con qué aproximación se está trabajando. Por ejemplo, en los estudios de biodiversidad debería explicitarse claramente si se están contando linajes de entrecruzamiento o linajes filogenéticos. Una pregunta nada de trivial porque podrían estarse comparando cosas diferentes (Ereshefsky, 2011). Pero estas precisiones permitirían enfrentar las discusiones que se refieran a especies biológicas, aunque no son la respuesta a la supuesta realidad del concepto que se utiliza en la biología actual.

Para el concepto ecológico de especie, el criterio usado es la divergencia

Tipo	Definición	Referencia
Biológico	Las especies son grupos de poblaciones naturales entrecruzables que se encuentran reproductivamente aislados de otros grupos.	Mayr, 1969
Cohesivo	El grupo más incluyente de organismos que poseen potencial de intercambio genético o demográfico.	Templeton, 1989
Ecológico	Una especie es un linaje (o linajes cercanos) que ocupa una zona adaptativa que es mínimamente distinta de la de otro linaje que ha evolucionado separadamente.	Van Valen, 1976
Evolutivo	Un linaje ancestro-descendiente de poblaciones cuyos organismos mantienen su identidad y poseen sus propias tendencias históricas y evolutivas respecto de otros linajes.	Wiley, 1978
Fenético	Regiones densas dentro de un espacio ambiental hiperdimensional.	Sokal y Crovello, 1970
Filogenético	Un conglomerado irreducible (basal) de organismos diagnósticamente distintos de otros conglomerados, dentro de los cuales existe un patrón ancestro-descendiente.	Cracaft, 1989
Autoapomórfico	El menor taxón incluyente reconocido en una clasificación, cuyos organismos se agrupan monofiléticamente.	Misher y Brandon, 1990
Reconocimiento	La población más incluyente de organismos biparentales que comparten algo en común, como su sistema de fertilización.	Paterson, 1995 y Templeton, 1989
Taxonómico	Las especies son los grupos más pequeños, consistentemente distintos y distinguibles fácilmente.	Cronquist, 1988
Unitario	La mayor unidad en la economía natural, de tal manera que la competencia reproductiva tiene lugar entre sus partes.	Ghiselin, 1974

Tabla 6-1 Conceptos de especie, definiciones y fuentes de origen

de los caracteres en relación a parámetros ambientales *(Tabla 6-1)*. El nivel de divergencia se logra cuando los linajes ocupan distintas zonas adaptativas. El concepto de reconocimiento es una variante del concepto de aislamiento pero que resalta la unidad interna entre los individuos en vez de la separación entre ellos. El concepto evolutivo pone el énfasis en la extensión temporal de las especies e intenta acomodar las relaciones de los taxa sin reproducción sexual, excluídos del concepto biológico de especie. El concepto cohesivo de especies sintetiza los componentes de las definiciones basadas en reconocimiento, aislamiento, aspectos evolutivos y ecológicos. Por lo tanto, la diversidad de definiciones y los criterios para definir las especies están directamente relacionados con los múltiples eventos que ocurren durante la especiación *(Tabla 6-1)*.

El concepto biológico de especie

En su versión concisa, el concepto biológico de especie señala que son grupos de poblaciones naturales interfértiles reproductivamente aisladas de otros grupos afines. La fortaleza del concepto biológico consiste en definir a las especies por un atributo objetivo de discontinuidad biológica (aislamiento reproductivo) que entrega bases sólidas para estudios experimentales y teóricos. Con el tiempo, esta definición se ha convertido en la más utilizada.

Para T. Dobzhansky (1935), el concepto de especie era fundamental, antiguo y sin una definición satisfactoria. Por lo tanto, su naturaleza debía encararse como una categoría biológica de indiscutible significación ontológica. Pero la pregunta de fondo, que subyace hasta la actualidad, es si las especies son parte del orden natural o un constructo de la mente humana. Si es lo primero, entonces la comprensión que se intenta solo puede lograrse con una clasificación jerárquica, donde la categoría de especie tenga un valor pragmático indiscutible.

Al parecer, existe una tendencia biológica hacia la formación de conjuntos discretos, imposibles de deducir a partir de cualquier consideración *a priori*. Es decir, la variabilidad discontinua constituiría el fundamento de la clasificación biológica y tendría profundas raíces fenomenológicas que deberían reflejar esas discontinuidades empíricas entre los objetos a ser clasificados. El pensamiento de Dobzhansky (1935) difiere de la visión darwiniana, pues considera que las clasificaciones naturales deben basarse en la hipotética descendencia común de los organismos; una restricción injustificada, según sus palabras. Sostiene, además, que los grupos discretos corresponden a una regla universal y que los casos de variabilidad continua no son suficientes para invalidarla. Informo al lector que su publicación carece de citas bibliográ-

ficas y no entrega pruebas, sino aserciones. Para enfatizar más su distancia conceptual, Dobzhansky agrega un epígrafe que cita a William Bateson: *aunque no podemos definir estrictamente a las especies, ellas tienen propiedades que las variedades no poseen, así es que su distinción no es solamente un asunto de grados.* Se infiere entonces que las categorías taxonómicas superiores son arbitrarias y que solo las especies tienen atributos diferenciales que las convierten en una categoría metodológicamente más valiosa que el resto. Esta aserción se sigue manteniendo a rajatabla hoy en día.

Basándose en que la reproducción es un obstáculo para la formación de grupos discontinuos, Dobzhansky considera a las especies como comunidades reproductivas, donde cada grupo discreto de individuos representa una constelación definida de genes. Por lo tanto, como entidades de apareamientos libres, establecen un nuevo equilibrio donde las diferentes constelaciones génicas se fusionan en una sola. De ello se desprende que no puede existir variación discontinua en una población totalmente panmíxica y la mera existencia de dos o más grupos discretos es prueba de que tal condición está limitada por algún *mecanismo fisiológico.* Curiosamente, menciona el aislamiento mecánico derivado de las diferencias en la estructura de los genitales de *Drosophila* como un *mecanismo fisiológico.* Además, señala que los cambios en pocos genes pueden producir variantes tan distintas de la forma original que sus rangos ya no se sobreponen y serán preservados indefinidamente. Recordemos que su visión genética es la de 1930. Dobzhansky no creía que los mecanismos de aislamiento reproductivo pudiesen generarse por selección natural. Para él eran epifenómenos derivados de otras diferencias interindividuales y que, una vez establecidos, estarían sujetos a selección natural. No obstante, reconocía que la evidencia experimental al respecto es extremadamente escasa.

Una crítica contundente a este modelo radica en el estado inicial de panmixia poblacional. Porque si el flujo génico es normal, entonces, ¿cómo surgen las *diferencias incipientes* que conducen al aislamiento reproductivo, definido como una constelación de factores? ¿Solo por mutación y fijación al azar de *unos pocos genes* en pequeños demos? Si es así, habría un alto índice de endogamia y escasa (o nada de) panmixia. Bajo esas condiciones, el aislamiento reproductivo sería extremadamente lento y difícil de lograr. Debido a ello es que el modelo impulsado por Mayr y otros neodarwinistas propone que la selección natural elimina a los híbridos interespecíficos por ser maladaptados, reforzando así la consolidación rápida del aislamiento reproductivo.

Algunos intentos recientes por rescatar la categoría de especie la definen como linajes metapoblacionales, entendiendo por metapoblación toda entidad inclusiva, compuesta de un conjunto de subpoblaciones medianamen-

te conectadas. Pero se objeta que el concepto es demasiado amplio para ser pragmáticamente útil, porque no estipula cómo se diferencia una especie de un linaje metapoblacional que no haya divergido suficientemente para ser considerado una especie.

Otros biólogos, en cambio, adoptan la visión del *parecido familiar* y tratan a la categoría de especie como un concepto derivado de sus similitudes (Pigliucci y Kaplan, 2006). Sostienen que los diferentes conceptos de especie enfatizan diferentes propiedades *(e.g.,* aislamiento reproductivo, similitud genética o ecológica, proximidad filogenética, etc.). Toda especie ostenta uno o más de estos atributos, pero ninguno de ellos es definitorio *per se.* Entonces, sus miembros se mantienen unidos por una densa red de conexiones. Esta idea del parecido familiar, también conocida como el proceso que origina *grupos politéticos* (o concepto de racimo/conglomerado), está basada en las ideas de L. Wittgenstein. Bajo esa concepción, los taxa son tipos de racimos con propiedades homeostáticas que no necesitan caracterizarse por las condiciones necesarias y suficientes que definan su clase. Más bien, son tipos distintivos, compuestos de un racimo de propiedades causales compartidas (sinapomorfías u homologías generadas por ancestría común) que de ese modo permiten su homeostasis (estabilidad) y modificación evolutiva (Assis, 2011a). Este concepto intenta resolver el problema de que ciertas palabras parecen imposibles de definirse en términos de una sola propiedad (o como un conjunto finito de propiedades) consideradas necesarias y suficientes para especificar su significado (Pigliucci y Kaplan, 2006). Por lo tanto, el concepto especie (y su categoría) tampoco puede ser especificado adecuadamente mediante una definición estándar. Ello abre la posibilidad para que diferentes procesos, en grupos distintos, sean definidos funcionalmente *(i.e.,* sexual o asexual) o taxonómicamente. Lamentablemente, este concepto no resuelve el problema de las definiciones alternativas e incompatibles, referidas a la categoría de especie, aunque resuelve el problema de la naturaleza de las especies (De Queiroz, 2005).

Concepto fenético de especie

Durante la década de los ochenta, los taxónomos numéricos desarrollaron diversos métodos estadísticos para estudiar la problemática especiacional. Para ellos, las especies corresponden a discontinuidades del espectro de variación fenotípica y consideran que las barreras reproductivas son importantes. Destacaron que el concepto de especie no es operacional ni necesario para la teoría evolutiva. Los fenetistas suponían que, cuantificando muchos caracteres, las especies podrían ser definidas en un espacio multidimensio-

nal de variables numéricas. Sostenían que luego de la medición fenética, la clasificación jerárquica aparecería luego de cuantificar muchos caracteres biológicamente relevantes. Estas aseveraciones levantaron grandes disputas entre los biólogos que veían en el fenetismo una metodología numérica que eliminaba la profundización y el desarrollo de la biología evolutiva al confundir especies con morfos. El tiempo ha mostrado que el fenetismo es inadecuado para comprender la especiación, aunque los métodos de análisis numérico (componentes principales, análisis discriminante, etc.) han ayudado mucho a crear clasificaciones naturales.

Las especies bacterianas

Aun se discute si las bacterias y las Archaea pertenecen a conglomerados genómica y fenómicamente cohesivos. Ahora bien, si estos agrupamientos realmente existen, ¿cuál sería la definición de especie que podría identificarlos con mayor certeza? Y si lo hace, ¿qué concepto de especie (genético o ecológico) explicaría mejor su existencia?

Muchos microbiólogos creen que la ontología de la categoría de especie está claramente consensuada en la zoología y la botánica, pero aparentemente dan por sentado que el mundo microbiano es imposible de categorizar debido a su gran similitud morfológica, dificultad para cultivarlos y por carecer de un sistema sexual regular. Pero esta aseveración es discutible. El problema de las especies eucariotas aun no está definido porque también es inaplicable si no existe reproducción sexual. Ante tal limitante, las *especies* se asignan a conglomerados cuyos niveles genotípicos y fenotípicos no sean traslapantes. El problema crucial con los bacteriólogos radica en la dificultad de acoplar conceptos de especie que sean generalizables (ya sea por procesos genéticos o ecológicos) con las definiciones prácticas de especies procariotas cuyos criterios y métodos delimiten el reconocimiento de esos conglomerados. Consensualmente, las especies debieran ser fundamentalmente reconocidas por su similitud fenotípica, aunque las diferencias genotípicas *(i.e.,* patogénesis) debería jugar algún rol en la diferenciación.

Aquellos que suscriben el monismo sostienen que debe existir un solo concepto para todos los organismos. Por su lado, los pluralistas aceptan diferentes conceptos que pudiesen ser simultáneamente válidos. Pero si las especies difieren en la naturaleza de los procesos que las crearon y/o en los rasgos que las definen, entonces el concepto de especie en sí mismo solo tiene un significado nominal, y describe una colección de entidades arbitrarias. Estas preguntas no son triviales porque, si las especies son una categoría real, aprendemos acerca de la naturaleza cuando encontramos respuestas. Pero si

no lo son, solo aprendemos algo respecto a los hábitos, creencias y dogmas de los biólogos sistemáticos (Doolittle y Zhaxybayeva, 2009).

Si las especies se consideran como una metapoblación, las subpoblaciones pueden no corresponder a un mismo clado y las relaciones filogenéticas entre tales agrupamientos de individuos se mantendrán desconocidos o ambiguos. Además, si la evolución reticulada y la historia organísmica es quimérica, ya no podemos hablar de linajes significativos porque el concepto de linaje está inextricablemente unido a la doctrina de árboles dicotómicos. Puede que esto no sea un problema en ciertos grupos animales pero, sin embargo, lo es en las plantas y constituye el corazón del problema en las bacterias. Sin duda que la TGL es una roca insalvable que obstruye la carretera darwiniana. Ante condiciones de transferencia rampante, la especiación no tiene nada que ver con selección (Doolittle y Zhaxybayeva, 2009).

Un modelo para especiación procariota enfatiza el componente ecotípico. En este modelo, un clon asexual ocupa un nicho infinito cuyos números se regulan por el ambiente debido a que hay un espacio vital limitado. Los tipos mutantes más eficientes que aparecen dentro de la población clonal pronto sobrepasan a otros clones hermanos debido a las mutaciones que le confieren ventajas y, finalmente, fijación. Consecuentemente, una selección periódica sería la fuerza cohesiva que permitiría mantener una relativa homogeneidad ecotípica y evolucionar en sincronía con el ambiente. A escala mayor, los distintos ecotipos impedirían que alguno invada el espacio del otro y lo elimine. De esta forma, los ecotipos hermanos pueden evolucionar cohesionadamente dentro de sus propias poblaciones y, sin embargo, divergir unos de otros si están en simpatría. Pero el talón de Aquiles de este modelo es la recombinación homóloga. No obstante, si la tasa de recombinación alélica se da solo en ciertas partes del genoma, entonces no es eliminada selectivamente, a excepción de los *loci* bajo selección. Entonces, la presencia de un gen en algunas pero no en todas las cepas podría reflejar una ganancia o pérdida en relación a la condición ancestral. Pero, atención, porque la ganancia por transferencia lateral en cierta medida se balancea con las pérdidas por otras causas. Además, como muchos genes transferidos residen transientemente en los genomas que los reciben, el tamaño genómico de los microorganismos mantiene algo de estabilidad pero varía de un parche a otro. Curiosamente, los dos procesos que supuestamente dirigen la especiación bacteriana (selección periódica y recombinación homóloga), no parecen ser mutuamente opuestos ya que el primero puede ser explicado por el segundo, originando nuevas complicaciones al concepto de especie bacteriana (Doolittle, 2012).

El advenimiento de la metagenómica y de las sofisticadas técnicas computacionales actuales apuntan al desdibujamiento del concepto de especie en la

literatura científica. Aun más, si existen procesos que gobiernen la evolución genómica poblacional con intensidad y consecuencias variables, no debería esperarse que todas las bacterias pertenezcan a conglomerados medianamente cohesionados ni criterios para especificar tal nivel.

Especiación

Es el proceso de formación de especies y aunque estas son identificadas por su apariencia, el fenómeno no es observable directamente. La diversificación evolutiva produce dos procesos de transformación de los linajes en el tiempo. El primero es la *anagénesis* o el cambio filético que ocurre gradualmente dentro de un linaje dado, durante el tiempo geológico. Al no ser ramificante, este proceso no aumenta el número de especies. El linaje ancestral se transforma en otro, descendiente, de modo que al inicio y al final existe una sola entidad natural (A se transforma en B). En cambio, el segundo proceso, denominado *cladogénesis*, corresponde a la diversificación de los linajes y produce un aumento en el número de taxa mediante especiación *(Figura 6-1)*. Nótese que la alopoliploidización genera y aumenta el número de especies. Sin embargo

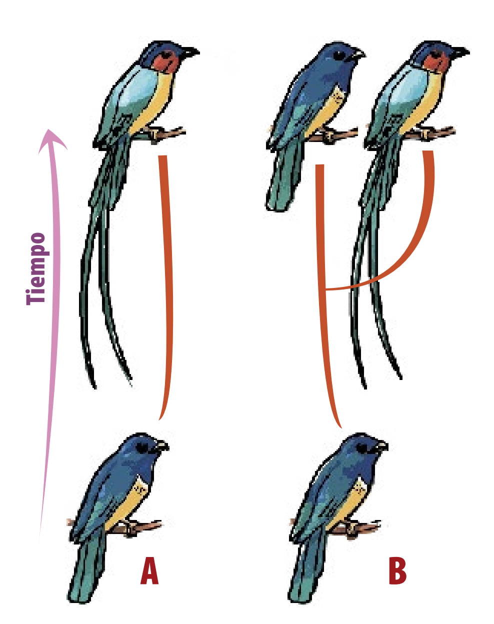


Figura 6-1 Visión esquemática de los procesos de anagénesis (A) y cladogénesis (B)
Mediante la anagénesis se produce la transformación de una especie en otra, lenta y gradualmente. La cladogénesis, en cambio, produce multiplicación de los linajes originales, de modo que se incrementa el número de especies.

no procede mediante divergencia dentro de una línea filética con herencia vertical. En muchos casos la alopoliploidía involucra fusión interfilética *(i.e.,* reticulación). Este proceso contraviene la idea del ancestro común, dado que los ancestros de los alopoliploides no son uno solo, sino varios. Como el fenómeno escapa a la categorización de la síntesis moderna, no se considera de importancia trascendente, sino como una excepción baladí a la doctrina del descendiente común.

Críticas a la visión neodarwiniana de especiación

Conceptualmente, la especiación es el puente que une la evolución de las poblaciones con la evolución de la diversidad taxonómica mediante un proceso que compensa la pérdida producida por las múltiples instancias de extinción que han afectado la biodiversidad del planeta. Por lo tanto, el neodarwinismo enfrenta un serio problema porque considera que la especiación es una consecuencia extendida de la adaptación a ciertas circunstancias ambientales. Según el gradualismo filético, la tasa de divergencia especiacional es constante durante todo el proceso, de modo que no hay un momento exacto en que pueda decirse que dos poblaciones son especies diferentes. En la práctica, el gradualismo irrestricto produce ambigüedad filogenética ya que las especies tienen una existencia arbitraria. Aun más, implica que la última generación de un ancestro queda reproductivamente aislada de sus propios descendientes, o primera generación filial (Gould, 2002). Este problema operacional ha sido resuelto por la escuela de sistemática filogenética (cladismo) al proponer que las especies se consideren como unidades operacionales cuyo nacimiento y desaparición está determinado por los puntos de dicotomización en un árbol filogenético. Actualmente, se acepta que las tasas de divergencia cambian en el tiempo, pero no se cuestionan sus implicancias.

Especiación mediante hibridización

Las especies naturales a menudo han estado completamente aisladas por millones de años. De ello se sigue que gran parte de la evolución de lo que eventualmente es el aislamiento reproductivo ocurre al inicio del proceso, cuando aun hay flujo génico en simpatría o parapatría. Bajo el concepto biológico, las especies son entidades reales cuyos atributos incluyen mecanismos de aislamiento, cohesión interna y complejos génicos coadaptados. El neodarwinismo argumenta que las especies actúan como reservorios para el almacenamiento y la protección de la variación genética. Ante tal aseveración, los taxa

que han experimentado una radiación adaptativa extensa, son mejores contribuyentes a la diversidad y como reservorios de información genética. Bajo la visión neodarwiniana, la hibridización es maladaptativa, pues produce disrupción de los mecanismos de aislamiento reproductivo. Entonces, cuando se reportaba hibridización, rápidamente se atribuía a disturbios ambientales que habían alterado el rango distribucional de una especie, usualmente mediante factores antrópicos. La producción de híbridos o retrocruzas se asume inadaptativa debido a supuestos efectos deletéreos. Pero cabe preguntarse ¿Cómo se llegó al aislamiento reproductivo a partir de comunidades de organismos con flujo génico irrestricto? ¿En forma gradual por selección? Y si la hibridización es inadaptativa, ¿cómo pudo haber evolucionado? Aparentemente estamos frente a una paradoja no resuelta.

Contrastando con lo anterior, la botánica y la genética moderna señalan que la introgresión es importante y común en la evolución adaptativa (Strasburg y cols., 2012). Es sabido que las invasiones genómicas ocurren a todo nivel en el árbol de la vida y son fuente inagotable de información genética redundante que incide en el origen de las novedades evolutivas y en la mantención de la biodiversidad (Mallet, 2005a). Además, el límite relativamente continuo entre las especies y las variedades aparece bien fundamentado y desacredita la presunta realidad de las especies basada en la comparación entre lo que distinguen aborígenes y científicos (Mallet, 2008). Además, la postura de Mayr, quien afirmó que las especies son necesarias para la diversificación evolutiva y son vehículos y albaceas de la variación, ya está superada, como también que sean unidades supraindividuales seleccionadas cuyos complejos génicos interactúan armónicamente (Mallet, 2005b).

Los enjambres híbridos son sitios de experimentación que permiten estudiar el rol de los factores ecológicos y genéticos en la diversificación natural que persiste debido a flujo génico recurrente. Cuando la hibridización ocurre frecuente y espontáneamente, el nivel de introgresión génica es muy alto y los híbridos se mantienen por su ventaja selectiva (= vigor híbrido). Cuando ocurre en muy baja frecuencia es porque existirían impedimentos pre o postcigóticos, de modo que la selección elimina a los individuos maladaptados.

En muchos casos, la formación de híbridos se reconoce porque tales individuos presentan un fenotipo o genotipo intermedio *(Figura 6-2).* Las diferencias cariotípicas, alozímicas o de marcadores moleculares entre las especies parentales son muy útiles para reconocerlos y demostrar la existencia de hibridización.

El maíz *(Zea mays)* se compone de varios taxa relacionados, conocidos como *teosintes;* sus híbridos se producen en varias zonas de simpatría en México. Para los estudios de hibridización se plantaron ambas especies en cerca-

nía. Los híbridos se reconocieron mediante pruebas de progenie. Con ello se determinó la presencia de un alelo de resistencia a herbicidas, específico del maíz, y la presencia de un alelo aloenzimático, específico de teosinte. Como el maíz y el teosinte difieren en el tamaño y constitución de la infrutescencia, las plantas adultas se usaron para corroborar la morfología híbrida de la misma. El porcentaje de hibridización fluctuó entre 1% y 50%, según el teosinte evaluado. En el primer caso, la introgresión génica es insignificante debido a la incompatibilidad interespecífica. En el segundo caso, la alta frecuencia de híbridización se debe a que no hay incompatibilidad gamética entre las formas parentales y porque los híbridos tienen ventaja selectiva en relación a sus ancestros. De este modo, la tasa de introgresión génica es alta y recurrente (Ellstrand y cols., 2007).

Las diferencias cromosómico-numéricas entre especies que hibridizan naturalmente, permiten una fácil detección de los híbridos, como ocurre con las ratas topo *(Spalax ehrenberghi)* de Israel. Sus poblaciones presentan 2n = 52, 54, 58 y 60 cromosomas. Sin duda, los animales de 53 cromomomas, recolectados en la naturaleza, se han formado por hibridización entre individuos de 52 y 54 cromosomas. Del mismo modo, los de 59 cromosomas se forman por hibridización de las formas parentales de 58 y 60 cromosomas. La escasez de híbridos naturales señala que las diferencias cromosómicas imponen fuertes restricciones al flujo génico (Wahrman y cols., 1969). En cambio, en el roedor subterráneo *Thomomys bottae* se ha reportado una profusión de formas híbridas que difieren en el número diploide (2n = 74, 75 y 76) y número de acrocéntricos en el cariotipo (Patton y Dingman, 1970; Patton, 1973).

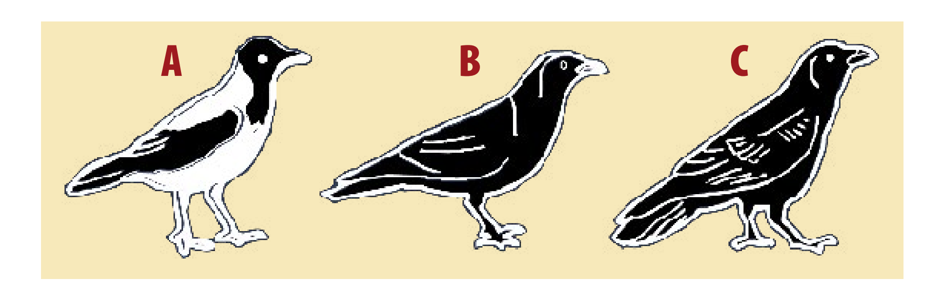


Figura 6-2 Hibridización entre especies de cuervos en Europa

A: cuervo grande *(Corvus corax)*. **B:** cuervo negro *(C. corone)*. **C:** cuervo encapuchado *(C. cornix)*. Estas especies se diferencian fácilmente por su tamaño, forma del pico, de la cola, y del canto. A pesar de sus diferencias, estas especies pueden producir híbridos con distintos patrones de coloración en Europa central.

Especiación mediante duplicación genómica total: alopoliploidía

La especiación por hibridización es común y está bien documentada en plantas y animales. Una variante de este fenómeno ocurre mediante duplicación genómica de linajes independientes. En tales casos, el proceso se denomina alopoliploidización *(p 419)*. La poliploidización es fundamental en el crecimiento cuántico del genoma y en la enorme diversidad de formas de vida que observamos, independiente de las disputas partidistas.

Evolutivamente, la poliploidía es un medio saltatorio simple de lograr especiación casi instantánea. El proceso puede repetirse muchas veces, produciendo linajes de angiospermas que pueden aumentar hasta 80 veces el nivel de ploidía. Los linajes poliploides abarcan del 40 al 70% de la representatividad de las angiospermas, a nivel de familias. Esta información genética redundante puede ser seudogenizada, silenciada rápidamente, eliminada, o subfuncionalizada, por divergir hacia un nuevo rol funcional (Holland y Chen, 2001). La redundancia da pie a la formación de nuevas alternativas de control epigenético (Pikaard, 2001). Pero los cambios en la expresión génica están también relacionados con niveles de organización superior como la estructura de la cromatina. La expresión génica puede modificarse drásticamente debido a un efecto de posición. Es decir, se altera la dinámica transcripcional por su cercanía a regiones heterocromáticas (Albert y cols., 2001).

Los poliploides vegetales son conocidos por sus roles adaptativos y especiación saltatoria; pero en animales, el fenómeno es menos común (Otto y Whitton, 2000). En general, se asume que la poliploidización solo se origina cuando las barreras reproductivas son débiles. Consecuentemente, se dice que los poliploides resultarían por fallas en el sistema de control reproductivo. Pero esta conclusión *post hoc* se apoya en la consecuencia (menor frecuencia de poliploides en relación a los diploides) para inferir las barreras reproductivas (la causa). Así, para que los genotipos mantengan su distinción se requiere aislamiento reproductivo. Pero este fenómeno es necesario para lograr la especiación en vez de incidir en la definición de la especie en sí misma (Mallet, 2007).

La hibridización con duplicación genómica es además el fenómeno catalizador de las grandes innovaciones evolutivas. La variación genética es prácticamente duplicada de modo que resulta contraintuitivo pensar que la biodiversidad existente resultó solo por ancestría con modificación y recombinación de la diversidad existente en una misma línea filética (Mallet, 2007). Al contrario, el origen de las especies y de muchos taxa superiores de procariontes implica mecanismos similares de fusión intergenómica, compuestos

por genes linaje-específico y sus innovaciones concomitantes (Nelson-Sathi y cols., 2015). En tales casos, el fenómeno es convergente y parece que difícilmente se encontrará otro modo de especiación tan bien documentado históricamente, tan fácil de lograr y tan llano a la experimentación empírica como la poliploidía (Mallet, 2005a, b; 2008). No obstante, ha sido relegado históricamente a un segundo plano, atribuyéndolo a una excentricidad biológica intrascendente o a un saco evolutivo ciego. Isomórficamente, la hipótesis del origen de las larvas por hibridización de linajes ha sido menospreciado por delirante *(p 442)*. Sin embargo, la doctrina de *descendencia con modificación,* aplicada al origen de los phyla zoológicos, está llena de contradicciones y paradojas que no ha sido posible resolver en más de un siglo de investigaciones sistemáticas (Hinchliff y cols., 2015).

Especiación alopátrica

Existen varios modelos alopátricos con diferencias sutiles o drásticas. Entre ellos se cuenta la especiación alopátrica convencional o mediante refuerzo, el modelo peripátrico, el modelo basado en cuellos de botella, etc.

El modelo alopátrico convencional

Sostiene que las poblaciones evolucionan independientemente debido a aislamiento físico y asume que el tamaño es suficientemente grande para que la deriva génica no juegue ningún rol importante *(Figura 6-3).*

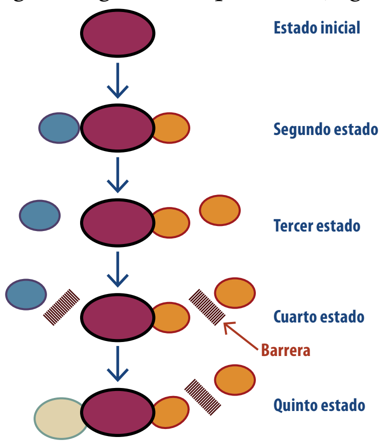


Figura 6-3 Modelo de especiación alopátrica convencional

A partir de una población o un grupo de poblaciones, se originan variedades con diferentes requerimientos ecológicos, pero sin aislamiento reproductivo. El aislamiento geográfico ayuda a fijar las diferencias genéticas que producen aislamiento reproductivo entre ellas y con el resto de la población original *(adaptada de Dobzhansky y cols., 1977).*

El modelo presume que la divergencia genética aparece como resultado de la adaptación a las condiciones ambientales prevalentes. La especiación se inicia con una gran población o una serie de poblaciones distribuidas en un ambiente homogéneo. En un segundo estado, las poblaciones se dispersan e invaden habitats diferenciados física o bióticamente. Adicionalmente, las poblaciones formadas por los migrantes que llegaron a nuevos ambientes, también ayudan a la diferenciación. El proceso da origen a variedades con diferentes requerimientos ecológicos, pero que aun intercambian genes en los bordes de sus distribuciones porque todavía no se han fortalecido los mecanismos de aislamiento reproductivo. En el tercer estado, se produce mayor diferenciación y la migración produce aislamiento geográfico entre algunas variedades localmente diferenciadas. En un cuarto estado, algunas subespecies (o variedades geográficas) adquieren diferencias genéticas que las aislan reproductivamente entre ellas y también con el resto de la población original. Los nuevos cambios en el ambiente permiten que algunas variantes recientemente formadas invadan un área que todavía está ocupada por la población original. Debido a la diferenciación pasada, las dos especies en contacto explotan el ambiente en forma diferente, pero no pueden fusionarse debido al surgimiento de barreras reproductivas. En esta etapa, la selección natural actúa contra la formación de híbridos estériles o mal adaptados, promueve el reforzamiento del aislamiento reproductivo y nuevas formas de explotar el ambiente.

Modelo de especiación cuántico o peripátrico

Se inicia con poblaciones distribuidas en un ambiente homogéneo, al igual que el modelo convencional. En la segunda etapa, sin embargo, unos pocos individuos migran desde la población original hacia un nuevo hábitat y producen una población secundaria (fundadora) que tiene un acervo genético diferente. En un tercer estado, se produce un descenso brusco del tamaño poblacional (cuello de botella) que daría origen a *individuos atípicos.* En una cuarta etapa, se produce una recuperación poblacional y también nuevas presiones selectivas que actúan sobre ese acervo genético alterado. Se produce una nueva población, reproductivamente aislada de la original (Dobzhansky y cols., 1977). Este modelo de especiación es rápido y teóricamente requiere menos tiempo que el modelo convencional para completarse. La nueva especie carece de un gran porcentaje de las características genéticas presentes en la población preexistente. Por lo tanto, el modelo puede metaforizarse como un proceso de yemación en donde el aislamiento reproductivo no requeriría grandes cambios genómicos *(Figura 6-4).* El modelo cuántico es más apropiado para organismos con escasa vagilidad y alta fecundidad (plantas anuales, insectos), características que permiten la formación de demos aislados. La especiación alopátrica convencional y el modelo peripátrico no son mutua-

mente excluyentes pues coinciden en suponer que la diferenciación ocurre gradualmente y no podría completarse si continúa el flujo génico con la población parental. Pero a diferencia del modelo convencional (guiado o resultante secundariamente de la selección natural) la especiación cuántica siempre resulta por eventos estocásticos *(i.e.,* deriva génica).

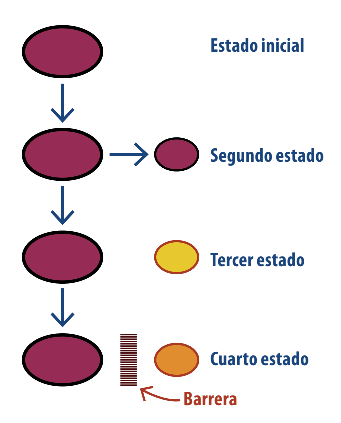


Figura 6-4 Modelo peripátrico o cuántico de especiación
La especiación se inicia igual que en el modelo alopátrico convencional. Posteriormente, la población aislada sufre un cuello de botella. La recuperación poblacional y los cambios en las presiones de selección –debidos al acervo génico alterado de la población que pasó por el cuello de botella–, producen una población reproductivamente aislada de la original *(basada en Dobzhansky y cols., 1977).*

El modelo de especiación con refuerzo sostiene que las barreras físicas deben colapsar antes de lograrse aislamiento reproductivo en alopatría. Los apareamientos heterotípicos entre subpoblaciones previamente separadas producirían descendencia híbrida con baja adecuación biológica. La selección, por lo tanto, favorece los apareamientos dirigidos y a la larga conduce a un aislamiento precigótico. Entonces la especiación que comenzó en alopatría puede completarse, aunque exista flujo génico entre las subpoblaciones (Rice y Hostert, 1993).

Si las dos poblaciones diferenciadas suficientemente se mantienen en alopatría, la única forma de determinar su aislamiento genético es mediante cruzamientos en condiciones de laboratorio. Por lo tanto, su status (especies o subespecies) siempre será subjetivo, porque no se puede aplicar la prueba de simpatría *(i.e.* segregación reproductiva cuando hay confluencia de ambas poblaciones en una misma área).

Especiación por efecto fundador

Se produce cuando la nueva especie se forma a partir de unos pocos indivi-

duos. Esta nueva población contiene una pequeña fracción de la variabilidad genética original y su efecto, conocido como *principio fundador,* tiene asociado el componente estocástico de la deriva génica y de la endogamia. El proceso se basa en aislamiento geográfico y dispersión. El ejemplo más conocido es el de especies de *Drosophila* en el archipiélago volcánico de Hawai, donde se han descrito unas 350 especies que se distribuyen desde el nivel del mar hasta las estepas áridas. El efecto fundador sostiene que el endemismo se originó por la llegada de una hembra grávida a una isla deshabitada, donde dio origen a nuevas poblaciones endémicas, altamente endogámicas. Estas poblaciones habrían divergido en el tiempo debido a selección y deriva génica, formando un grupo monofilético. El modelo predice que las especies más relacionadas tendrían que encontrarse en islas adyacentes y que muchos de los eventos de especiación deberían mostrar una estrecha correspondencia con la secuencia de su formación en las islas. Las relaciones filogenéticas por análisis de ADN mitocondrial de *D. differens, D. silvestris* y *D. heteroneura,* de diferentes islas, mostraron la misma relación secuencial de formación de las islas. Como también se encontraron hibridos derivados de *D. silvestris* y *D. heteroneura,* se concluye que la hibridización ha sido un factor importante en la diferenciación del grupo (DeSalle y Giddings, 1986). Sin embargo, el proceso no se inició con varias poblaciones hibridizantes, sino a partir de unos pocos individuos.

Especiación simpátrica

Es la segregación de una población original en dos subpoblaciones que ocupan nichos diferentes o un hábitat diferenciado dentro del rango de distribución geográfica de la especie. El modelo requiere un cambio conductual o una predilección fisiológica que produce segregación de las subpoblaciones en distintos habitats. Este modelo ha sido una fuente recurrente de controversia debido a que es difícil concebir la aparición de barreras reproductivas en presencia de flujo génico (Ridley, 1996). Si elegimos un modelo basado en dos genotipos distintos, las condiciones para iniciar la especiación deben ser tales que mantengan la diversidad genética en la población. Bajo estas condiciones, la selección natural y el flujo génico no actuarían contra dicho proceso. Por lo tanto, cualquier modelo de especiación simpátrica debe sobrepasar la limitante de reducir la frecuencia de los genotipos intermedios que actúan como hilos conductores para el intercambio génico poblacional. Los datos más contundentes se han obtenido del estudio de ciertos insectos fitófagos que originalmente predaban sobre los manzanos. Más tarde extendieron su rango para explotar las cerezas, las peras y las rosas. El cambio de plantas hospederas sería el inicio de divergencia genética, aunque para otros autores esta situación es un ejemplo de microalopatría (Futuyma, 1998). El ejemplo más claro e incontrovertido de especiación simpátrica es la poliploidía, en

donde la duplicación genómica produce aislamiento reproductivo entre la nueva línea poliploide y sus ancestros diploides.

Es posible encontrar regiones naturales donde dos especies distintas coexisten en una misma área geográfica. En principio, podría pensarse que tales especies se formaron simpátricamente. No obstante, la modificación histórica del hábitat puede producir una distribución simpátrica de especies formadas alopátricamente

La especiación simpátrica, como agente diversificador se produce en áreas donde las poblaciones intercambian genes. Pero como las poblaciones diferenciadas no deberían realizar esos intercambios, el fenómeno se ha considerado poco probable y con escasa representatividad biótica. La especiación simpátrica también puede darse por poliploidía, aunque en los casos de diseminación gamética anemófila o acuática los progenitores pudieran encontrarse en alopatría. No obstante, en los organismos de reproducción interna, la simpatría es condición *sine qua non* para la formación de poliploides (Gallardo y cols., 2003). La búsqueda de especies hermanas en islas oceánicas aisladas generan escenarios promisorios como el que se aprecia en las palmeras en la isla Lord Howe, en el Pacífico Sur (Coyne, 2011). También lo es el paradigmático ejemplo de los peces cíclidos, originados en cráteres volcánicos de Centroamérica, o en los lagos Tanganica y Victoria en África.

La incomparable radiación adaptativa en los grandes lagos de África oriental ha producido más de 1.500 especies de peces cíclidos. La secuenciación del genoma y transcriptoma en varias especies de cinco linajes de cíclidos ha evidenciado un exceso de duplicaciones génicas (comparada con otros teleósteos), divergencia de abundantes elementos no codificantes, aceleración en la evolución de secuencias codificantes y divergencia en la expresión génica asociada a la inserción de elementos transponibles (Henning y Meyer, 2014). El estudio de 60 individuos de seis especies relacionadas, provenientes del lago Victoria, muestra que la selección divergente ha incidido en la genómica de la adaptación y en la codificación de variantes regulatorias, reclutadas de polimorfismos ancestrales (Brawand y cols., 2014). Pero, a pesar del detallado análisis genómico realizado, solo se concluye que hay diferencias en las adiciones/deleciones, y en las diferencias/semejanzas intergénicas; no obstante, sin mayor comprensión del fenómeno. Claramente la respuesta a la radiación adaptativa no está en la genómica estructural. Probablemente ocurran interferencias metabólicas o en los determinantes de la plasticidad fenotípica extrema que ha acompañado al fenómeno. Si es así, la naturaleza multifactorial del tamaño y la forma hacen que el resultado solo sea probabilístico. No hemos ganado certezas, aunque sí una gran sofisticación en la aproximación molecular.

También se ha reportado especiación simpátrica en bacterias endosimbióticas mutualistas que han resultado en interdependencia organísmica. En otros endosimbiontes, se han formado dos linajes celulares absolutamente distintos, pero metabólicamente interdependientes. Las transiciones desde un estado endosimbionte simple a doble generalmente llevan consigo una degradación rápida del genoma en ambos linajes bacterianos. Pero además, se produce una complementariedad genómica irreversible y formación de nuevas especies (Van Leuven y cols., 2014). En el caso de las cigarras del género *Tettigides,* la comunidad simbiótica formada por tres miembros se ha transformado en un conjunto de cuatro vías debido a la partición de un linaje bacteriano. Estos hallazgos de endosimbiosis y quimerismo genómico en los eucariontes ponen en jaque la universalidad del aislamiento reproductivo. La plasticidad genómica del mundo microbiano señala vías abiertas de intercambio en vez de complejos cerrados.

Especies en anillo

Se definen como una cadena de poblaciones que se distribuyen alrededor de una barrera geográfica. Tal distribución entrega una clara demostración de cómo las especies gradualmente evolucionan en dos debido a que solo en una localidad las formas se encuentran aisladas reproductivamente. En los casos ideales, las dos formas terminales no intercambian genes directamente sino a través de una cadena de poblaciones de cruzamiento libre, que las conecta. Estos casos no son muy frecuentes pero han sido una parte integral de los estudios de especiación. La variación espacial continua puede usarse para comprender el curso de la divergencia a través del tiempo y también para iluminar el proceso de especiación a pesar del flujo génico. Sin embargo, no se sabe con certeza cuál es la frecuencia de aparición del fenómeno. Se ha sugerido que las especies en anillo podrían haber evolucionado durante períodos de alopatría exentos de flujo génico, para luego retomar el contacto genético. Tal hipótesis parece probable si consideramos los cambios climáticos cíclicos que ocurrieron durante el Pleistoceno.

Las currucas *(Phylloscopus trochiloides)* son aves paseriformes distribuidas en el Tíbet. Dos formas de esta especie, aisladas reproductivamente, coexisten en el centro de Siberia. Ostentan una gradiente de caracteres fenotípicos y genéticos a través de una cadena de poblaciones sureñas que las conectan. El análisis genómico de la especie indica que a pesar de la variación genética espacial que concuerda con las expectativas, se han detectado quiebres del flujo génico en más de una población del anillo. Todo indica que hubo un fuerte aislamiento geográfico en el norte y en la parte occidental de

los Himalayas, donde ahora se aprecia una extensa zona híbrida entre formas genéticamente divergentes. También se ha reportado introgresión asimétrica limitada pues no ha producido la fusión de ambas formas. Este hallazgo sugiere que había ocurrido selección contra los genes introgresados en ese nuevo trasfondo genético. Los resultados tanto del aislamiento reproductivo como de la introgresión genética son consistentes con la divergencia fenotípica alrededor del anillo de distribución en el sur. Pero la similitud fenotípica a través de la zona de contacto del sur contrasta con la gran divergencia fenotípica y virtual aislamiento reproductivo en el norte. Con todo, los análisis genómicos han puesto en duda la hipótesis inicial de que la divergencia de las currucas correspondía a un ejemplo de especiación por distancia (Alcaide y cols., 2014).

Darwin sostuvo que el análisis de la distribución de las especies muestra gran número de individuos sobre un gran territorio, pero se hace mucho más escaso hacia los límites, hasta que no haya ni un solo ejemplar. Así, la distribución en cualquier lugar no dependería de las condiciones físicas, sino en gran parte de la presencia de otras especies que las subordinan, destruyen o rivalizan (Darwin, 1859). Pero más adelante dice que si nos imaginamos una especie adaptada a una zona muy grande, habría una zona con menor número de individuos por vivir en una zona estrecha y pequeña. ¡Es decir, que el área de contacto tendría pocos individuos por ser una pequeña área intermedia y que el área intermedia, por ser estrecha y pequeña, tiene pocos individuos!

Experimentos de laboratorio en especiación

Por mucho tiempo se ha intentado reproducir experimentalmente el proceso. Una revisión bibliográfica exhaustiva ha demostrado que las evidencias son menos que los ejemplos estudiados (Rice y Hostert, 1993). El principal rol de la separación geográfica es la restricción al flujo génico mediante selección divergente. Es decir, la separación geográfica (con o sin alopatría) facilita la acción simultánea de factores selectivos. También es una forma simple de reducir el flujo génico. El rol de la separación geográfica para generar alopatría se ha sobre enfatizado, mientras que la disminución del flujo génico no ha recibido la atención debida. Luego de revisar la evidencia acumulada durante 40 años, estos autores concluyen que existe suficiente evidencia de aislamiento reproductivo por medio de pleiotropía (con o sin alopatría). A pesar del fuerte énfasis dado a la separación geográfica, los experimentos no apoyan esta visión cuando el aislamiento reproductivo evoluciona con efectos pleiotrópicos. Tampoco existen experimentos definitivos sobre especiación

con refuerzo mediante selección natural. Los modelos basados en cuello de botella demográficos y deriva génica tienen escaso apoyo. Solo se ha observado una tendencia estadísticamente significativa hacia el aumento del aislamiento precigótico a medida que aumenta el número de cuellos de botella experimentales. Pero los índices de aislamiento promedio son virtualmente idénticos a los de las líneas de control experimental.

Recientemente, se han comenzado estudios genéticos sobre especiación, buscando genes que causen aislamiento reproductivo. Entre ellos están el gen Xmrk-2, que causa inviabilidad en las retrocruzas de híbridos de peces *(Xiphosorus maculatus* y *X. belleri),* o el gen OsdH que produce el mismo efecto entre *Drosophila simulans* y *D. mauritiana.* Otros genes (Nup96, Hmr, Lbr) causan inviabilidad en los híbridos de distintas especies de *Drosophila* (Orr y cols., 2007). La evidencia apoya la existencia de una clase especial de genes o de procesos genéticos nuevos *(i.e.,* movilización y activación de elementos transponibles) que explique el aislamiento postcigótico. Los genes que causan aislamiento postcigótico son enzimas, factores de transcripción, o proteínas estructurales, con una alta tasa de mutación. Por ejemplo, OdsH ha sufrido 15 sustituciones de reemplazo en el homeodominio de dos especies de *Drosophila,* separadas por aproximadamente 250.000 años. Igualmente, Hmr es uno de los *loci* que evoluciona a la tasa más alta conocida en *Drosophila.* Pero, aunque hay muchas correlaciones, no se han encontrado genes maestros que produzcan y modulen el aislamiento reproductivo.

Especies y radiación adaptativa

Este fenómeno corresponde a la diversificación evolutiva de un grupo de organismos (o de una línea filética determinada) que conduce en corto plazo a la formación de una variedad de morfos a partir de la especie ancestral. Estas morfoespecies presentan adaptaciones cuyos cambios multidireccionales permitieron la divergencia hacia diferentes nichos. Por defecto se sostiene que el aislamiento geográfico, la ausencia de predadores y la heterogeneidad ambiental son factores claves para este proceso explosivo de especiación. Sin embargo, la comprensión del fenómeno dista mucho de haber sido alcanzada.

Entre los ejemplos más conocidos, destacan los pinzones de las Galápagos *(Figura 6-5)* y el de las especies homosecuenciales de *Drosophila* en el archipiélago de Hawai. Respecto de los pinzones, las modificaciones en la dieta y en la morfología del pico y las alas serían responsables de la enorme diversificación trófica hacia omnivoría, carnivoría, frugivoría y granivoría.

La espectacular diversificación evolutiva de *Drosophila* en Hawai se habría iniciado con unos pocos migrantes (o un par de hembras grávidas) que ha-

brían llegado arrastrados por un tornado. Como las moscas de distintas especies presentan el mismo patrón de bandas cromosómicas (homosecuenciales) se infiere que derivan de un ancestro común (Carson y Templeton, 1984). En los mamíferos, la evolución de los roedores subterráneos sudamericanos *(Ctenomys,* tuco-tucos) también ha generado una radiación explosiva con más de 60 especies que ostentan espectaculares diferencias cromosómicas numérico-estructurales y explotación del mismo nicho (Pearson, 1960).

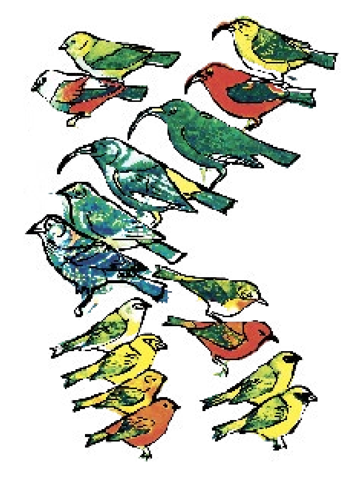


Figura 6-5 Radiación adaptativa
La diversificación evolutiva de los pinzones de las Galápagos, derivados de una misma línea filética, condujo en un tiempo relativamente corto a una amplia diversidad morfológica. Las variaciones en la forma del pico corresponden a adaptaciones tróficas que les permiten alimentarse de granos, semillas, gusanos, brotes y hojas.

Realidad de las especies

... al final, creo que el debate acerca de la realidad de las especies lamentablemente se resume a diferentes interpretaciones de la palabra ***real.*** J. Mallet, 2005a

El problema acerca de qué es una especie tiene larga data. Igualmente confuso es su status como entidades reales, cuáles son sus atributos definitorios, cuál es el proceso responsable de su existencia y los métodos que permiten inferir sus límites (De Queiroz, 2005). La visión consensuada sostiene que Darwin no formuló una teoría al respecto porque no creía en la existencia de tal categoría, en la naturaleza. Este problema no es menor ya que para los

neodarwinistas las especies son las unidades de la evolución y el punto de inflexión entre micro-y macroevolución. Darwin consideraba que los biólogos trataban de definir lo indefinible cuando trataban de encontrar los límites y diferencias entre las especies y las variedades. Enfatizaba que esas diferencias no eran esenciales sino arbitrarias, basadas en la conveniencia pragmática de juntar individuos muy parecidos. Esta práctica no difiere mucho de lo que se realiza para identificar una variedad. Según los filósofos de las ciencias, Darwin rechazó la distinción entre estas dos entidades biológicas y por eso entregó tantos ejemplos de cruzamientos entre especies y variedades. Y se entiende, porque estas últimas tenían que ver más con ideas creacionistas que con la selección natural. Para los creacionistas, las especies fueron creadas por Dios, mientras que las variedades solamente se debían a cambios secundarios accidentales que no alteraban los límites de las especies.

En **El Origen de las Especies,** Darwin discute el rol de la esterilidad híbrida como criterio para distinguir entre especies y variedades, al tiempo que entrega muchos ejemplos que contradicen ese criterio como atributo definitorio. Al respecto, entrega muchos ejemplos donde los cruzamientos entre miembros de distintas especies producen híbridos fértiles y otros en donde los miembros de diferentes variedades intraespecíficas producen híbridos estériles. Entonces, concluye que ni la esterilidad ni la fertilidad son atributos válidos para la distinción mencionada, poniendo también en duda la distinción entre especies y taxa superiores. La distinción entre variedades y especies se basa en el principio de divergencia de caracteres y en el de extinción. La combinación de ambos principios explicaría el origen de los nuevos taxa y sus respectivas discontinuidades morfológicas. También señala que los taxa se originan por selección divergente (que produce ramificaciones en el árbol de la vida), de modo que no existiría ningún mecanismo especial de especiación. De hecho, nunca usó dicho concepto.

Para Darwin, el concepto de especie basado en el aislamiento reproductivo carecía de significado teórico, pero el neodarwinismo lo defiende a brazo partido y propone el concepto de especie biológica. Argumentan que el escepticismo de Darwin frente al aislamiento reproductivo (y su énfasis en los factores ecológicos) se debe a su escasa comprensión de la naturaleza de las especies. Pero, curiosamente, el concepto biológico excluye a la mayoría de la vida microbiana y también a ciertos procesos evolutivos importantes *(i.e.,* hibridización y TGL) que afectan a los tres dominios de la vida (O´Malley, 2010).

Frente a la pregunta si las especies son reales o constructos mentales, el argumento neodarwiniano es poco claro y convincente. Se basa en la concordancia entre el número de nombres dados por los indígenas del Pacífico Sur a distintos morfos de aves, y el número de especies reconocidas por los

biólogos. Dice Mayr (1963): *hace unos 30 años permanecí varios meses con una tribu de soberbios habitantes del bosque y cazadores de las montañas de Arfak de Nueva Guinea. Tenían 136 nombres vernáculos para designar las 137 especies de aves de la región, de modo que solo confundían dos especies. Indudablemente no es una coincidencia que estos primitivos hombres del bosque hubieran llegado a la misma conclusión que los taxonomistas de museo. El hecho indica que ambos grupos de observadores se enfrentaban con las mismas discontinuidades, objetivas y no arbitrarias, de la naturaleza.* Sin duda un argumento de escasa monta, pero considerado epistemológicamente válido por los biólogos evolutivos. Pero si el cerebro humano puede reconocer ciertas diferencias, es irrelevante si la persona que segrega tiene o no educación formal.

Genómica y especiación

Este nuevo enfoque se origina por el espectacular avance en la secuenciación de genomas completos. Los estudios se han centrado en los diferentes patrones de divergencia genómica, en la búsqueda de rúbricas de introgresión y selección, cartografiado de genes relevantes en especiación y estudios de expresión (Nosil y Feder, 2012a, b). También se ha intensificado la búsqueda de genes asociados al aislamiento precigótico y postcigótico de plantas, en condiciones naturales (Moyle y cols., 2014). Estas nuevas aproximaciones pretenden iluminar la disciplina, porque se puede estudiar otros organismos, aparte de los modelos conocidos. Teóricamente, los datos genómico-poblacionales pudieran ayudar a resolver el rol conflictivo entre la selección natural y el flujo génico durante el proceso de divergencia (Sousa y Hey, 2013).

Las especies simpátricas han podido caracterizarse por diferenciación heterogénea distribuida laxamente a través del genoma (Seehausen y cols., 2014). El conflicto genómico en sus variadas formas parece ser una causa frecuente de aislamiento postcigótico intrínseco. Este conflicto define las interacciones antagónicas entre las secuencias de ADN y sus productos dentro de un organismo. A este nivel, la evolución del aislamiento reproductivo se considera un epifenómeno de la selección antagónica entre elementos genómicos que difieren en sus supuestos roles adaptativos. El conflicto se expresa mediante distorsión o interferencia en la transmisión hereditaria y replicación desproporcionada de ciertos alelos. Aun son pocos los estudios que han logrado relacionar conclusivamente estos conflictos con el aislamiento reproductivo (Crespi y Nosil, 2013).

También se ha estudiado genómicamente a las familias de elementos transponibles, por su rol en la mutagénesis de los genomas procariotas y por qué el origen de las familias repetitivas a menudo se correlaciona con la espe-

ciación. La principal tesis derivada de esta aproximación es que las secuencias repetitivas se originan primariamente por deriva génica en pequeñas poblaciones, debido a subdivisión poblacional. La hipótesis implica que estas subdivisiones constituyen el mayor acicate para el origen de nuevas familias de elementos transponibles, como también de nuevas especies. El origen de las nuevas subpoblaciones se supone derivado de la disponibilidad de nuevos nichos biológicos y es consistente con la hipótesis de los equilibrios intermitentes (Jurka y cols., 2011). Como colofón, digamos que los estudios de diferentes componentes genómicos llevan la promesa de aclarar las causas genéticas de la especiación. Sin embargo, las respuestas aun son escurridizas, conflictivas y basadas solo en correlaciones. A lo mejor las respuestas son más bien funcionales, pero se indagan estructuralmente. Lo que sí es claro es que no existen genes maestros que controlen el aislamiento reproductivo.

Cómo procede el origen de las especies

La aserción neodarwiniana sobre el origen de las especies sostiene que la selección natural explica la divergencia entre los seres vivos mediante cambios graduales y continuos. Respecto del proceso de especiación, el aislamiento reproductivo surgiría como respuesta adaptativa a las condiciones ambientales donde los más aptos sobreviven (Mayr, 1969). Por el contrario, Dobzhansky (1970) sostiene que el aislamiento reproductivo postcigótico surge por la divergencia de genes independientes que producen disrupción funcional en los híbridos, que son eliminados por selección natural (Payseur y Place, 2007).

Para conmemorar los 150 años de la obra de Darwin, la revista *Heredity* publicó en 2009 un número especial sobre especiación. El artículo editorial expresa que *muchas preguntas relacionadas con las causas de la especiación aun permanecen abiertas y que la especiación continúa siendo uno de los tópicos más estudiados en la biología evolutiva moderna* (Butlin y Richie, 2009). Respecto del rol de la citogenética en la especiación, se expresa que *la comprensión de la especiación continúa siendo un desafío para la biología evolutiva* (Qvarnström y Bailey, 2009). Con anterioridad se había afirmado que *no se sabe casi nada de los genes involucrados en las incompatibilidades o las fuerzas evolutivas que rigen su divergencia* (Presgraves y cols., 2003). Esto implica que la búsqueda de genes relacionados con la esterilidad ha dado muy pocos resultados. El estudio de los elementos transponibles tampoco ha arrojado evidencias que demuestren que su activación/movilización genómica da cuenta del aislamiento postcigótico (Orr y cols., 2007).

Podemos decir entonces que tenemos descripciones, modelos, tipos, criterios, requisitos, clasificaciones, correlaciones y estimadores (Otte y End-

ler, 1989; King, 1993; Howard y Berlocher 1998); pero carecemos de evidencias que señalen inequívocamente el rol de la selección natural en el proceso de especiación. Nada sabemos del (o los) mecanismos causales del aislamiento reproductivo. Los únicos casos de especiación en acción (en condiciones naturales y controladas), lo ilustra la poliploidización (Otto, 2007). Pero, ni la formación de complejos poliploides ni el aislamiento reproductivo de los descendientes con sus ancestros, ha sido guiado por selección natural (Otto y Whitton, 2000; Gerstein y Otto, 2009). Es sintomático que, a pesar de la importancia que Darwin y el neodarwinismo atribuyen al origen de las especies, no se haya logrado probar que la selección natural origina y dirige el proceso en condiciones naturales. Desde hace 150 años nos preguntamos lo mismo, sin ningún avance destacable. Citando a Hamlet, podríamos decir que *algo huele a podrido en el estado de Dinamarca.*

Consideraciones epistemológicas sobre la especiación

Aunque la teoría de la evolución biológica se refiere a sistemas vivientes, el paradigma actual no enfatiza el rol de los organismos que evolucionan, sino el de las poblaciones biológicas o de las especies (también consideradas como individuos, por algunos). Cabe notar que las novedades o innovaciones evolutivas que reconocemos mediante la paleontología y la sistemática son propiedades organísmicas, no de las poblaciones, especies o taxa superiores. Adicionalmente, las nuevas cualidades que aparecen por alteraciones del desarrollo ontogenético se expresan y reconocen como cambios cualitativos de los organismos, no de las poblaciones.

Ontológicamente, son los organismos las entidades que están especiando, para luego difundir sus atributos nuevos a nivel poblacional (Mahner y Bunge, 1997). *Ergo,* el pensamiento poblacional resulta ser un tanto equivocado con respecto a la especiación y el concepto de especie. Aun más, la aproximación teórico-poblacional es responsable del error de que las especies deban ser mutables para que ocurra evolución. La concepción evolutiva presupone un concepto de especie tipológico. Los tipos son constructos mentales que no pueden ser ni mutables ni inmutables.

Ya que los procesos poblacionales dependen de la especiación organísmica, no habría necesidad de distinguir entre especiación filética y especiación cladogenética. Esta última se refiere a la división de las poblaciones en unidades que son genéticamente divergentes al extremo de estar aisladas reproductivamente de otras poblaciones hermanas. En cambio, se entiende por especiación filética el fenómeno de transformación gradual de las poblaciones

a través del tiempo, sin partición por divergencia. En este caso la diversidad orgánica no aumenta, porque las especies no se multiplican sino que se reemplazan unas por otras.

La especiación filética o anagénesis fue reemplazada en el tiempo por la preponderancia del modelo alopátrico que, dicho sea de paso, sirve de justificación para utilizar la taxonomía cladista. Pero, independientemente de los cambios cualitativos que experimente una población en el tiempo, siempre continuará siendo la misma unidad, a menos que se divida en dos o más entidades reproductivamente aisladas que subsecuentemente evolucionarán diferencialmente. Entonces, la especiación filética y la cladogénesis se derivaría de la confusión entre poblaciones y especies. Sin duda que ontológicamente el meollo de la especiación tiene que ver con la aparición de nuevas variantes, no con su distribución subsecuente. Por lo tanto, la especiación alopátrica podría ser una especiación filética facilitada por originar poblaciones hijas luego de un evento de separación espacial (Mahner y Bunge, 1997).

Capítulo 7

Sistemática e Inducción Filogenética



El mundo viviente tiene una organización intrínsecamente jerárquica que se extiende desde las variedades hasta los phyla distintos, o desde bacterias hasta organismos multicelulares complejos. La visión actual sostiene que la diversidad orgánica se ha originado por divergencia continua de linajes dentro de una línea filética, especificada por derivar de un tronco común. El proceso que origina estos linajes relacionados se denomina filogénesis y como su devenir es desconocido, su aproximación es mediante hipótesis filogenéticas.

La sistemática tiene múltiples definiciones. La clásica sostiene que la sistemática es el estudio científico de todos los tipos de diversidad organísmica y de todas sus relaciones (Mayr, 1969). Su objetivo es descubrir las relaciones de parentesco entre los organismos para luego poder traducir este orden natural en un sistema equivalente, ideado por el hombre. Pero, aunque el objetivo es claro, los resultados son muchas veces contradictorios, como sucede en toda ciencia que basa sus proposiciones en la interpretación de la evidencia histórica. Como el mundo externo es independiente de nuestras capacidades cognitivas para comprenderlo, y siendo la cognición un producto derivado del mismo proceso evolutivo, es legítimo suponer que nos entrega una imagen bastante cercana a la verdad. Pero como no sabemos exactamente cuál es ese conocimiento cierto, nuestras afirmaciones siempre estarán confinadas al dominio del realismo hipotético (Ax, 1996).

La taxononomía es una subdisciplina de la biología sistemática y estudia las normas y reglas que rigen la adscripción de los taxa a una determinada

categoría. Surgió con Linneo, quien ordenó a los seres vivos según sus semejanzas morfológicas, estableciendo el actual sistema nomenclatural o binario. La taxonomía no solo describe organismos sino que, además, organiza la diversidad biológica en forma de clasificaciones jerárquicas.

Las clasificaciones son hipótesis filogenéticas o filogenias simplificadas, compuestas por una jerarquía de taxa anidados y, por lo tanto, sujetas a corroboración empírica. Para que dos objetos pertenezcan a una misma clase deben compartir un grupo de atributos propios de ella. Por lo tanto, usando el principio de ancestría común, se unen en un solo árbol todos los seres vivos (recientes y extintos) cuya estructura se representa mediante un sistema filogenético. Se espera que estas relaciones sean ramificadas como en un árbol que integre la derivación ancestro-descendiente.

La filogénesis se basa en los diseños comunes de las especies presentes. Pero como no conocemos los diseños de las especies troncales que les dieron origen, debemos deducirlos a partir de comparaciones entre las especies actuales, para luego plasmarlas en una hipotesis filogenética. En este proceso buscamos la congruencia evolutiva entre las distintas especies. Existen tres tipos de congruencias evolutivas: sinapomorfía, simplesiomorfía y convergencia. La *sinapomorfía* es la congruencia única de un carácter apomórfico (derivado) entre dos especies estrechamente relacionadas. En cambio, las *simplesiomorfías* señalan la presencia compartida de un rasgo ancestral entre los taxa. El tercer tipo de congruencia es la *convergencia,* que corresponde a la presencia de un rasgo apomórfico en dos linajes independientes, pero que no estaba presente en el taxón basal.

El sistema filogenético puede representarse de dos formas alternativas que entregan la misma informacion. Estas representaciones pueden seguir la estructura de un diagrama de relaciones filogenéticas (cladogramas) o bien pueden presentarse como una tabulación jerárquica.

La ordenación taxonómica tiene una estructura ramificante cuyas ramas principales se dividen en ramas secundarias y estas a su vez en otras menores. Cada una de las ramas (principales o secundarias) se denomina taxón. El concepto de taxón hace referencia a un grupo de organismos reales reconocidos formalmente en cualquier nivel de la clasificación jerárquica. Los taxa son categorizados de acuerdo a su rango dentro de la jerarquía linneana, mientras que las categorías (creadas por Linneo) son las etiquetas de rotulación de los taxa. Estas categorías jerárquicas corresponden al Reino, Phylum, Clase, Orden, Familia, Género y Especie. En los casos en que no se puede clasificar claramente a los organismos, se crean subdivisiones intermedias *(e.g.,* Superorden, Subfamilia, etc). Los taxa deben ser suficientemente diferentes de otros para ser asignados a categorías específicas.

La unidad fundamental de la clasificación neodarwiniana es la especie, entendida como el conjunto de poblaciones cuyos miembros son capaces de aparearse entre sí y producir descendencia viable y fértil. El proceso de clasificación difiere de la identificación de individuos. En la clasificación se ordenan poblaciones o grupos en forma jerárquica mediante un razonamiento inductivo. En cambio, la identificación se realiza por un proceso deductivo que asigna los individuos a clases preestablecidas.

Transformación de los caracteres

Un concepto fundamental en la biología comparada es el de *homología,* utilizado desde Darwin para ilustrar la modificación evolutiva de los organismos desde sus ancestros. Estas modificaciones se establecen mediante comparación de caracteres comunes que muestran algunas diferencias entre los organismos elegidos.

Los caracteres, morfológicos o de secuencias nucleotídicas, pueden evolucionar mediante mutaciones que alteran su expresión fenotípica, de modo que dan origen a variaciones heredables. Estas variantes corresponden a diferentes estados del carácter. Las similitudes y diferencias en los estados del carácter son la base de la inferencia filogenética porque entregan evidencia de las relaciones de parentesco entre los taxa que se comparan. Los caracteres deben ser claramente identificables, ser únicos en su tipo y estar libres de reversión evolutiva. Esto último implica que el carácter en cuestión ha evolucionado solo una vez y no se ha perdido secundariamente. Si se cumplen estas condiciones, se dice que el carácter es *homólogo* y entrega evidencia inequívoca de las relaciones de parentesco. Las homologías corresponden a las transformaciones de los caracteres a partir de la condición original y hacen referencia a la identidad de la estructura modificada. Se reconocen dos tipos de homologías: *apomorfías* y *plesiomorfías***,** que corresponden a los estados derivados y ancestrales de un rasgo, respectivamente. Como ejemplo, podemos decir que la ausencia de alas en los insectos es una condición plesiomórfica, mientras que la presencia de alas representa el estado apomórfico correspondiente. Las *sinapomorfías* son apomorfías compartidas por dos o más especies con respecto a un rasgo alternativo plesiomórfico (ancestral) que aparece en otros taxa menos relacionados. Las *simplesiomorfías* representan la posesión común de rasgos ancestrales que, en general, carecen de señal filogenética. Ahora bien, si los caracteres en comparación no mantienen relaciones de ancestría (son homoplásticos), su similitud se debe a convergencia y las estructuras que ostentan esta similitud se denominan *análogas***.** Las homoplastías carecen de contenido filogenético y no se usan en la reconstruc-

ción filogenética (*Figura 7-1*).

Casi cualquier tipo de carácter (morfológico, ultraestructural, etc.) puede usarse para inferir filogenias si es que mantiene la condición de homología. Actualmente, la inferencia filogenética se basa principalmente en el uso de caracteres moleculares. Estos datos entregan gran cantidad de información porque cada sitio corresponde (teóricamente) a un carácter independiente. Además, las secuencias pueden ser tratadas rigurosamente debido a que existen cuatro estados del carácter bien definidos (A, C, T, G), que permiten diferenciar entre homología y analogía.

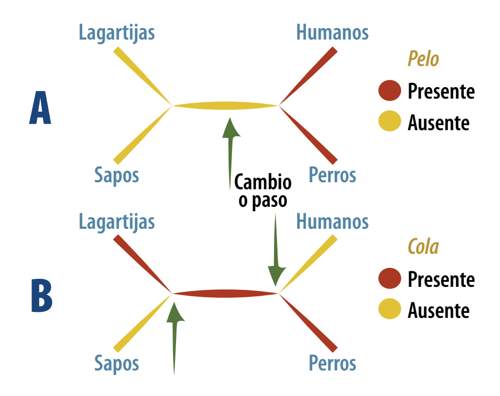


Figura 7-1 Homología y homoplastía

Ejemplo de homología y homoplastía entre distintos vertebrados, en relación al pelo y la cola. **A)** El pelo evolucionó solo una vez en los mamíferos y no ha revertido (*i.e.,* no se ha perdido secundariamente en los grupos aquí especificados). Por lo tanto, es un rasgo homólogo que entrega evidencia inequívoca de las relaciones de parentesco. **B)** La pérdida de la cola en humanos y sapos es una reversión del carácter desde la condición ancestral caudada. Su evolución independiente se aprecia porque hay dos pasos en el árbol (flechas). Como los caracteres apoyan relaciones filogenéticas conflictivas o incompatibles, la incongruencia implica que uno de ellos es homoplástico y, por lo tanto, falso.

Cuando se detectan inserciones/deleciones entre las secuencias que se comparan, deben realizarse correcciones para que sus posiciones relativas sean homólogas y el análisis tenga sentido. En el caso de las secuencias nucleotídicas, la homología se determina por búsqueda de similitudes. Así, si dos secuencias son idénticas en sus nucleótidos, se dice que son 100% homólogas. Sin embargo, la identidad de secuencias no es sinónimo de homología, por lo que el concepto de *homología morfológica* no es lo mismo que el concepto de *homología molecular* (Grande y Rieppel, 1994).

Para ilustrar la diferencia entre homología y homoplastía, tomemos el siguiente ejemplo: la presencia de pelo es un cambio heredable que evolucionó

solo una vez en los mamíferos, a partir de sus ancestros reptilianos cubiertos de escamas. Por lo tanto, la presencia de pelo (el nuevo estado del carácter) constituye una novedad evolutiva que ha sido heredada desde su linaje ancestral *(Figura 7-1A).* En este caso, los taxa que comparten esta novedad evolutiva constituyen el clado Mammalia. Así, los caracteres homólogos constituyen elementos marcadores específicos que identifican a todos los descendientes de dicho ancestro hipotético.

La utilidad de la evidencia ejemplificada por el pelo en los mamíferos depende de que el rasgo no haya experimentado cambios evolutivos independientes, como sucede con la cola de los vertebrados *(Figura 7-1B).* En los mamíferos, los perros presentan cola; pero en los humanos se ha perdido por reversión del carácter. En los sapos adultos ha ocurrido reabsorción y, por lo tanto, tampoco presentan cola. Sin embargo, en las lagartijas el rasgo se ha mantenido, de modo que son animales caudados. Ahora bien, si agrupamos a estos organismos en relación a la presencia (versus ausencia) de cola, el parentesco que se genera no es homólogo porque no se deriva de un ancestro común *(Figura 7-1B).* La pérdida de la cola ha evolucionado independientemente en humanos y sapos porque hay dos pasos (marcados con dos flechas en el diagrama). Este es un típico ejemplo de *homoplastía,* en donde la evolución independiente del rasgo se produjo por reversión. Como resultado, la homoplastía entrega evidencia errónea de las relaciones de parentesco, pues nos conduce a construir un árbol que agrupa a los humanos con los sapos y a las lagartijas con los perros.

Cladogramas y árboles

Los organismos están relacionados genéticamente formando una red cuya proximidad puede estimarse con un coeficiente de parentesco dentro de las poblaciones. Estas relaciones comprenden la derivación ancestro-descendiente y, más indirectamente, las relaciones basadas en ancestría común. Es importante destacar que dos linajes o especies representadas en un árbol están más relacionados entre sí que con otros linajes si comparten el ancestro común más próximo. Este principio cladístico indica que las hipótesis filogenéticas se basan en la doctrina del ancestro común. Las relaciones filogenéticas entre las especies deben ser dicotómicas *(Figura 7-2).*

Los árboles más sencillos se denominan *cladogramas* y representan las similitudes compartidas (novedades evolutivas o sinapomorfías) de un conjunto de taxa a partir de un ancestro común. En la figura *Figura 7-3*, el cladograma indica que las ranas y los humanos comparten un ancestro común más reciente que cualquiera de ellos en relación a los gusanos *(Figura 7-3A).* Otro

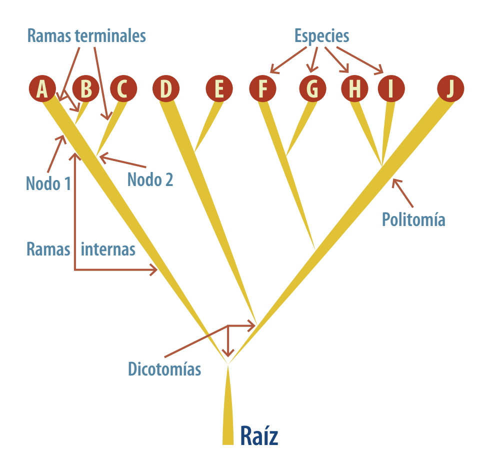


Figura 7-2 Especificación de la estructura de un árbol filogenético cladístico
Estos esquemas de ramificaciones están formados por bifurcaciones (internas o terminales) que representan la evolución de un linaje y se unen a otros linajes mediante nodos. En los casos en que surjan más de dos ramas (linajes) de un nodo, se habla de politomía (en oposición a dicotomía). Las letras (A-J) en la parte superior representan las especies que, mediante ramas internas, confluyen en la raíz del árbol.

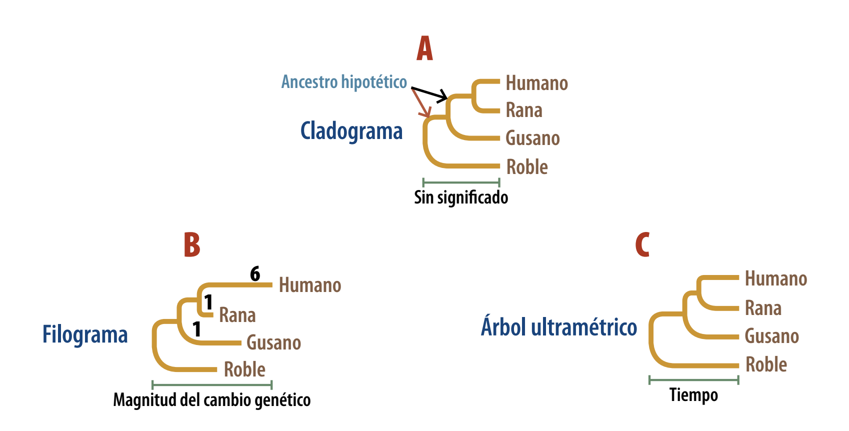
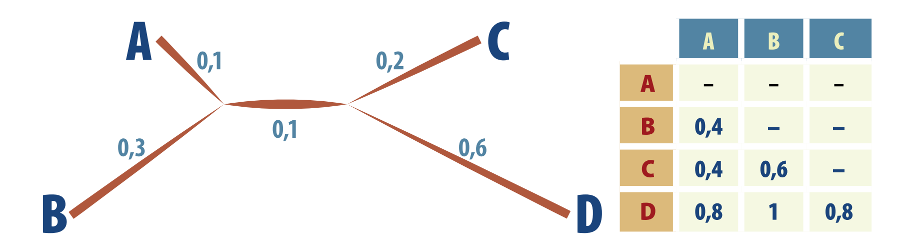


Figura 7-3 Tipos de representación filogenética
A) Cladograma mostrando las relaciones filogenéticas entre 4 especies (humanos, ranas, gusanos y robles). Los humanos y las ranas están más estrechamente emparentados entre sí porque comparten el ancestro común más inmediato (flecha negra). El ancestro común más distante es el que une plantas y animales en la base del diagrama (flecha roja). La longitud de las ramas no tiene ningún significado. **B) Filograma** que muestra las relaciones de las mismas cuatro especies. La longitud de las ramas representa la magnitud del cambio genético que separa los taxa. **C) Árbol ultramétrico** que muestra las relaciones evolutivas en relación al tiempo de separación de cada linaje, según la hipótesis del reloj molecular.

tipo de árbol es el *filograma,* que contiene información implícita en la longitud de las ramas *(Figura 7-3B).* La rama larga que caracteriza a los humanos indica una alta tasa de cambios en dicho linaje. Por el contrario, una rama corta (ranas) indica que han ocurrido pocos cambios desde su separación del supuesto ancestro común con los mamíferos. En el caso de comparaciones que se basen en secuencias nucleotídicas, la información numérica asociada a cada rama representa información de la secuencia, como por ejemplo el número de sustituciones nucleotídicas que se han acumulado en el tiempo. Los *árboles ultramétricos (Figura 7-3C)* pueden representar el tiempo evolutivo de las secuencias (expresado directamente en años o, indirectamente, como cantidad de divergencia). En estos casos, se asume *reloj molecular (p 349).*

Otra forma de representar la divergencia entre los grupos es usando las propiedades de aditividad de sus distancias genéticas *(Figura 7-4).* La aditividad asume reloj molecular, es decir, tasas constantes de cambio. Por lo tanto, en los árboles aditivos, la distancia entre dos especies (C y D) es la suma de las distancias de los ejes que las unen.



	A	B	C
A	–	–	–
B	0,4	–	–
C	0,4	0,6	–
D	0,8	1	0,8

Figura 7-4 Árbol aditivo y matriz de distancia
En esta representación no se indica la raíz del árbol. La magnitud de las asociaciones en la matriz concuerda con las vías del árbol. Así, la distancia C-D = 0,8 es la sumatoria de las distancias individuales (0,6 y 0,2).

Árboles enraizados y no enraizados

Los cladogramas y los árboles filogenéticos tienen un nodo que corresponde a la raíz. Los árboles enraizados tienen una dirección que indica el tiempo evolutivo *(Figura 7-5A, B).* Cuanto más cerca de la raíz está ubicado un nodo, más antiguo es su origen en el tiempo. La raíz es el ancestro hipotético de todos los elementos del árbol y puede estar ubicada en una rama o en un nodo. En cambio, los árboles no enraizados no permiten especificar las relaciones evolutivas entre los taxa considerados, porque la dirección del cambio evolutivo es desconocida *(Figura 7-5C).*

Se recomienda iniciar los análisis filogenéticos observando la topología de un árbol no-enraizado. La topología corresponde a la disposición física en que se conectan los nodos de una red de relaciones y cómo interactúan sus componentes. Para enraizar el árbol, se deben analizar los caracteres y así establecer la polaridad de cambio. Por ejemplo, si un carácter tiene dos estados a y a´, ¿cuál de los dos representa la condición ancestral? Entre los criterios usados para determinar polaridad están las comparaciones con grupos externos *(outgroups).* Un grupo externo es un taxón independiente, pero estrechamente relacionado al taxa cuya historia evolutiva se está reconstruyendo *(ingroup).* Idealmente, el grupo externo es el taxón hermano del *ingroup* que se investiga. Así, para determinar si la posesión de cinco dígitos en los mamíferos es ancestral respecto de 2 dedos (como en las vacas), o con un solo dedo (como en los caballos), se analiza la variación en el número de dedos en otros taxa (aves, reptiles, anfibios). La presencia compartida de cinco dedos en los taxa externos indica que su presencia en el *ingroup* es ancestral. Consecuentemente, la posesión de un solo dedo (caballos) es el estado derivado (apomórfico) del carácter.

La polaridad de los caracteres también se puede determinar por un criterio paleontológico o por correlaciones estratigráficas u ontogenéticas. En estos casos, se presume que los rasgos plesiomórficos se encuentran en los fósiles más antiguos, y que los apomórficos están presentes en sus parientes más recientes. El criterio ontogenético de polarización de caracteres se asemeja en cierta manera a la ley biogenética de Von Baer (= *la ontogenia recapitula la*

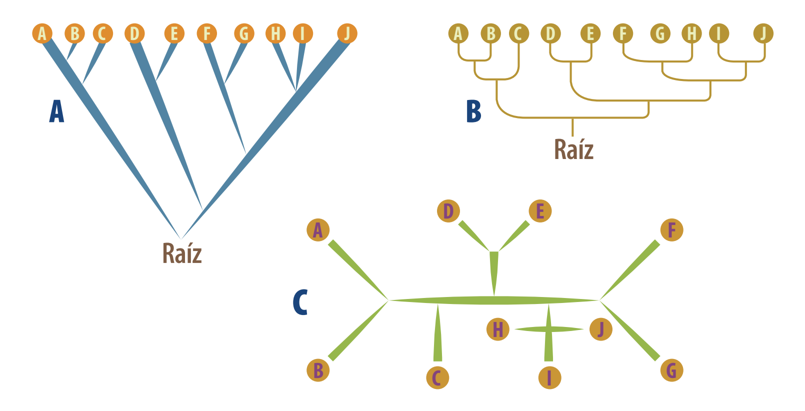


Figura 7-5 Árboles enraizados y no enraizados

A) y **B)** Dos formas de mostrar árboles enraizados. Estos árboles tienen un solo nodo para designar el supuesto ancestro común, es decir, para mostrar la vía que los conecta en el tiempo. **C)** Los árboles no enraizados solo especifican las relaciones entre los nodos, pero no entregan información sobre la dirección de los cambios evolutivos.

filogenia), porque supone que el rasgo más general es ancestral, mientras que el más especializado se considera derivado.

Filogenia, sistemática y homología

La sistemática como ciencia de las relaciones de parentesco es una disciplina de síntesis, de abstracción de conceptos y enunciado de hipótesis explicativas de los fenómenos observados. Por lo tanto, tiene en sí un trasfondo teórico y una capacidad predictiva que supera a la taxonomía. En efecto, la sistemática evalúa paso a paso los procesos biológicos, considerando que la estructura jerárquica de la clasificación es el resultado del ordenamiento causal de la naturaleza (Hennig, 1968). Como las relaciones filogenéticas entre los linajes son complejas, la proximidad es un concepto relativo que no puede medirse con un solo coeficiente. En los casos en que se construyen filogenias moleculares puede haber más de una hipótesis que explique los datos. En tales casos se utilizan las expectativas del neutralismo, consideradas como verdaderas (H_0) y se aplica el método hipotético-deductivo para confrontarlas.

La filogenia, definida como la historia evolutiva de las especies, en principio no establece grupos taxonómicos, porque su objetivo solo apunta a conocer las interrelaciones y no su evolución. En tal sentido, se argumenta que el uso del registro fósil para examinar los mecanismos de evolución de las moléculas puede traer consigo el vicio de la circularidad de argumentos. Si tenemos un conjunto de observaciones que son producto de nuestra teoría explicativa, no pueden usarse esas mismas observaciones para poner a prueba la teoría (Grande y Rieppel, 1994). La circularidad en sistemática surge en la mayoría de los casos cuando los datos (o fenómenos) se describen en términos de la explicación. Por ejemplo, la intercalibración entre fósiles y moléculas puede convertirse en circular si el registro fósil (el dato) se usa para calibrar el reloj molecular (la interpretación), y posteriormente se utilizan esas estimaciones moleculares para datar el tiempo de origen de los nuevos taxa. Así, la causa se ha transformado en consecuencia y viceversa (Cann y cols., 1987). Otro ejemplo de circularidad se aprecia en lo concerniente al origen de la *Eva mitocondrial* (la primera humana que tenía un haplotipo derivado de los simios). Para determinar cuál es el haplotipo mitocondrial más ancestral de los humanos se han usado las secuencias del chimpancé (asumiendo que sus secuencias no han experimentado mutaciones en los millones de años que los separan de los humanos). Así, el objetivo (probar que los humanos descienden de los chimpancés) se inicia con la presunción de que el ADN del chimpancé representa la condición original desde la cual derivó el ADN humano. El razonamiento circular siempre termina concluyendo que

la aserción inicial es correcta. Muchas voces señalan que la incorporación de la teoría evolutiva en la sistemática es peligrosamente circular porque sus presunciones no tienen justificación ni soporte empírico; por el contrario, se derivan del análisis sistemático (Lee, 1999).

Escuelas de clasificación

Existen diferentes escuelas de clasificación que pretenden dar cuenta del ordenamiento jerárquico de los organismos. La escuela con mayor aceptación por su rigurosidad metodológica es la Sistemática Filogenética, también conocida como *Cladismo* (Hennig, 1956). El nombre cladismo se deriva de la metodología usada, que lleva a la formación de clados, que son grupos monofiléticos claramente distinguibles por sus diferencias ponderadas. A la luz del cladismo, un grupo monofilético es una unidad completa, formada por la bifurcación de todos los taxa que surgen del ancestro común más inmediato, independiente de su grado de divergencia o especialización. El objetivo de la cladística es construir cladogramas que muestren las relaciones genealógicas entre las especies y otros taxa terminales. La cladística busca selectivamente conjuntos ordenados de caracteres derivados, o sinapomorfías. No utiliza los caracteres ancestrales compartidos (simplesiomorfías) y solo acepta como válidos los taxa monofiléticos y estrictamente dicotómicos. En el caso de que los clados no contengan uno o más taxa independientes y mantengan el mismo nivel jerárquico que el resto de los taxa, se habla de *parafilia.* Los grupos parafiléticos se forman a menudo debido al uso de caracteres ancestrales o por atender a presunciones erradas. Como consecuencia, ciertos grupos más derivados, que pertenecen a una determinada categoría taxonómica quedan incluidos en otra, con la cual no tienen parentesco verdadero. Tomemos el siguiente ejemplo para explicar los conceptos de *monofilia* y *parafilia.* Los datos paleontológicos indican que las aves descienden de un grupo de reptiles que se originó después de la aparición de los cocodrilos *(Figura 7-6).* Por lo tanto, la Clase Reptilia, tal como la conocemos tradicionalmente (formada por lagartos, tortugas y cocodrilos), es parafilética ya que no incluye a todos los descendientes de los reptiles ancestrales. Considerando el tiempo de origen de las aves, esta clasificación las deja fuera del agrupamiento natural, cuando, en rigor, deberían ser parte de la Clase Reptilia. En cambio, el clado Aves es monofilético, pues incluye a todos los descendientes del grupo alado derivado de los reptiles. Usando un criterio netamente cladista, el clado monofilético que incluye a las aves y los reptiles debería denominarse Archosauria.

El cladismo se basa en el *principio de parsimonia,* que consiste básicamente en buscar los árboles evolutivos más cortos posibles. El problema radica en

que, habitualmente, los métodos cladistas usan caracteres codificados de tipo 0 y 1 (ancestral y derivado, respectivamente) y este cambio se realiza en un solo paso operacional. Esta estrategia parece ser una sobresimplificación de la realidad, ya que no existen caracteres discretos tan sencillos. Como la parsimonia es una afirmación metodológica y no de la naturaleza, para muchos autores la parsimonia del cladismo es un epifenómeno de su metodología.

Otra crítica al cladismo es que se está convirtiendo en un método automático de obtención e interpretación de resultados. Al evitarse cualquier discusión de tipo evolutivo y dejar muchas explicaciones en manos de la parsimonia, el cladismo se asemeja en cierto modo al fenetismo.

La *escuela clásica* o de *sistemática evolutiva* se derivó del neodarwinismo y fue la forma más popular de crear una clasificación. Considera todos los rasgos homólogos (tanto ancestrales como derivados), los agrupa y ordena en taxa (Mayr, 1969). Utiliza el marco predefinido del ordenamiento linneano. En cambio, para los cladistas el criterio de jerarquización surge por la inclusión relativa (o anidamiento) de un clado dentro de otro. A diferencia del cladismo, la sistemática evolutiva toma en cuenta la información fenética y acepta los grupos parafiléticos como naturales.

Una tercera escuela de clasificación, muy común entre 1970 y 1980, es la *fenética* o *fenetismo,* que basa su argumentación en los procedimientos de la

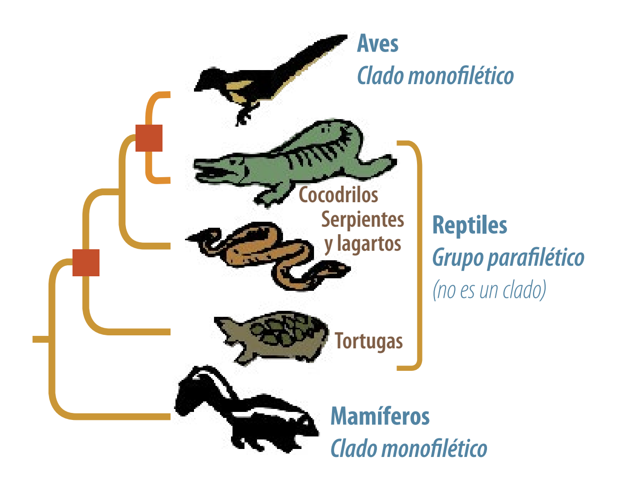


Figura 7-6 Conceptos de monofilia y parafilia

Cladograma parcial de los vertebrados. Los reptiles no forman un clado monofilético debido a que los cocodrilos y las aves comparten un ancestro común más reciente que el resto de los reptiles (tortugas y serpientes). Adhiriendo al principio de monofilia, los reptiles deberían incluir a todos los linajes que desciendan de un ancestro común. Como las aves no son incluidas en esta clasificación, los reptiles no constituyen un clado natural sino un grupo parafilético.

taxonomía numérica. Sostiene que el éxito de una clasificación depende del contenido informacional de los taxa y que todo carácter tiene igual ponderación (Sneath y Sokal, 1973). En la práctica, primero se anotan y registran muchos caracteres y organismos, para luego calcular sus similitudes fenéticas. El ordenamiento jerárquico surgiría espontáneamente como consecuencia de la agrupación. Esta aserción ha sido ampliamente criticada porque la similitud fenotípica no es un indicador infalible de parentesco ni se condice con el grado de divergencia morfológica entre los organismos. No obstante, sus métodos han sido muy exitosos para analizar la morfología y sirven como primera aproximación al análisis filogenético.

Observaciones, rasgos y evidencias en el pensamiento filogenético

La sistemática filogenética exige la existencia de un marco analítico general y lógico que le permita explicar la variación biológica mediante inferencia de las relaciones de parentesco entre los organismos y los nexos que los unen. Para lograrlo, se proponen sistemas de jerarquías filogenéticas empíricas que usen la evidencia más amplia posible. Inicialmente, el análisis filogenético estaba basado totalmente en evidencia fenotípica. La incorporación más tardía de caracteres genotípicos necesitó replantearse la forma en que se realiza la inferencia y cómo se ponen a prueba las hipótesis.

Del resultado de los análisis filogenéticos se pueden inferir funciones particulares, sus mecanismos subyacentes, adaptaciones, constricciones y muchos otros procesos moldeados por la evolución de cada grupo particular. Operacionalmente, la sistemática procede mediante obtención de datos (observaciones) de los organismos; su codificación permite poner a prueba escenarios filogenéticos alternativos. En principio, cualquier observación de un grupo de organismos puede proveer evidencia de las relaciones históricas subyacentes. Sin embargo, la evidencia crítica se deriva de rasgos heredables propios de los organismos. El objetivo es que reflejen la continuidad biológica entre ancestros y descendientes, suponiendo que la evolución es estrictamente vertical (Hennig, 1956). Así, las transformaciones nos permiten poner a prueba los méritos relativos de explicaciones históricas alternativas (pero basadas en los mismos supuestos). Todas las observaciones son consistentes con todos los escenarios, pero no en igual grado. Es esta diferencia lo que dirige el análisis sistemático y fundamenta las pruebas que se aplican, elevando y transformando las aserciones históricas generales en hipótesis empíricas. Pero cuando se trabaja bajo el principio de evidencia total, toda pieza de información posee el mismo grado de discriminación.

Es preciso diferenciar entre *datos* y *evidencias.* La evidencia implica un conjunto de observaciones organizadas que pueden usarse para poner a prueba una hipótesis. Por ejemplo, un grupo de secuencias de ADN o las disquisiciones sobre los apéndices de los crustáceos tienen poco valor por sí mismas. Pero si se organizan en rasgos putativamente homólogos, derivados del mismo proceso biológico, su comprensión requiere un análisis exhaustivo. De este modo, la codificación transforma las observaciones (caracteres) en evidencia y permite que las hipótesis sean ponderadas cuantitativamente.

Como corolario de esta noción se desprende que los caracteres filogenéticos *(i.e.,* observaciones codificadas) no forman clases lógicas basadas en su habilidad para diferenciar entre hipótesis rivales. Pueden dividirse o agruparse en una variedad de clases de observaciones estructurales o funcionales sin implicancias en el contenido de evidencia que poseen los caracteres por sí mismos. Este razonamiento conduce a la noción de igualdad con respecto a las fuentes y tipos de datos, entendiéndose que se derivan de transformaciones independientes. Por lo tanto, los rasgos anatómicos, conductuales o genómicos son igualmente informativos. La única diferencia es que ciertos rasgos pueden servir objetivamente para distinguir entre ciertas hipótesis, mientras que otros no pueden (Wheeler y cols., 2006).

Inferencia filogenética

La inferencia filogenética consiste en la identificación de los caracteres homólogos entre especies, para sacar ciertas conclusiones mediante deducciones lógicas que ilustren el devenir evolutivo. El cladismo descubre y presenta a manera de hipótesis las clases jerárquicas naturales que se derivan del proceso evolutivo. Asumiendo ancestría común irrestricta y especiación dicotómica, las clasificaciones corresponden a hipótesis provisionales ya que toda propuesta puede (en teoría) ser puesta a prueba y desechada a consecuencia de nuevos datos.

La elección de la mejor hipótesis de relaciones filogenéticas debe ser entonces una inferencia científica, justificada no solo por los datos sino también por el procedimiento analítico de selección de topologías óptimas. La primera etapa es primordialmente empírica y constituye el análisis de los caracteres. Esta fase requiere la experiencia del investigador y un examen minucioso de la variación de características en muchos organismos muestreados. La segunda etapa consiste en una exploración de los árboles obtenidos, derivados de sus postulados, que señalan cómo ocurre el proceso evolutivo.

Análisis de los caracteres

Hay dos formas de lograr este objetivo, según el algoritmo que se utilice para construir el mejor árbol.

El primer método entrega una sola respuesta. Sin embargo, no entrega un criterio de jerarquización para los árboles subóptimos.

El segundo método, en cambio, ordena todos los árboles en una serie. Este procedimiento es computacionalmente mucho más lento e ineficaz cuando las matrices de datos son demasiado grandes.

Métodos algorítmicos de reconstrucción filogenética

Definen un algoritmo específico para construir el mejor árbol mediante un criterio de comparación que permite decidir entre filogenias alternativas. Los métodos algorítmicos combinan en un mismo postulado la inferencia para construir el árbol y la definición del mejor árbol. Sus métodos incluyen todos los análisis de conglomerados de grupos pareados. Son computacionalmente rápidos para obtener una solución final. No requieren la evaluación de árboles alternativos porque el algoritmo genera una sola respuesta.

Métodos de distancia

Convierten los caracteres en una matriz de distancia que representa la divergencia evolutiva entre pares de especies. El algoritmo de distancia agrupa los taxa por la menor distancia pareada, usando la aproximación de los mínimos cuadrados *(Figura 7-5).* Cuando se calculan las distancias entre un taxón y su ancestro, la longitud del árbol es la suma de la longitud de sus ramas. Luego, el árbol se infiere usando algoritmos tales como UPGMA, Unión al Vecino más Cercano, o el algoritmo de Evolución Mínima. Al finalizar el examen de todos los árboles posibles, el programa computacional encuentra aquel con la menor longitud, que en muchos casos resulta ser el árbol verdadero. Su gran limitación es que subestiman la verdadera divergencia porque seleccionan la filogenia que minimice la discrepancia entre las distancias observadas y esperadas, usando bondad de ajuste.

Método de distancia Jukes Cantor

Permite calcular la varianza del rasgo y no tiene presunciones sobre las frecuencias nucleotídicas o las tasas diferenciales de sustitución. Se usa para estimar el número de sustituciones por sitio en donde el número esperado es $d = 3\alpha t = -(3/4)\ln[1-(4/3)\,p]$. En esta fórmula, p representa el porcentaje de divergencia entre dos secuencias.

Ejemplo de un análisis de distancia

La distancia es una medida general de la diferencia pareada entre dos grupos de datos. El valor de distancia (D) entre las secuencias nucleotídicas de dos especies, se obtiene contabilizando el número de nucleótidos iguales (m) y dividiendo por el número total de sitios *(t): D = m/t.* Los datos se condensan en una matriz.

La búsqueda se inicia identificando las dos especies con la menor distancia, que es 5. El método supone homogeneidad de las tasas de divergencia y transforma las distancias para que la longitud de las ramas sea aditiva *(Tabla 7-1A, B).* Luego une las dos especies que tengan la menor distancia (D-E = 5) formando un grupo único, compuesto (DE). En seguida, se computa una nueva distancia entre DE y las especies A y C, cuya distancia de 8 unidades es la segunda más pequeña *(Tabla 7-1B).* Las especies separadas por la menor distancia, se unen en la nueva matriz formando un grupo de especies compuesto:

d(DE)A = 1/2(dAD + dAE). Así, d(DE)A = 1/2(12+15) = 13,5

Luego se calcula la distancia entre DE para el resto de las asociaciones:

d(AB)C = 1/2(dAC + dBC) y d(AB)D = 1/2(dAD + dBD)

$d(DE)B = ½\ d_{BE} + d_{BD} = ½\ 18 + 15 = 16,5$

$d(DE)C = ½\ d_{CE} + d_{CD} = ½\ 13 + 10 = 11,5$

A

Especie	A	B	C
B	d_{AB}	–	–
C	d_{AC}	d_{BC}	–
D	d_{AD}	d_{BD}	d_{CD}

B

Especie	A	B	C	D
B	9	–	–	–
C	8	11	–	–
D	12	15	10	–
E	15	18	13	5

Tabla 7-1 Matrices de distancia

A) Matriz de distancia pareada entre tres especies, A, B, y C. La distancia (porcentaje de nucleótidos diferentes) dAB representa la distancia entre las especies A y B, mientras que dAC es la distancia entre las especies A y C. En **B)** se muestra cómo el método de distancia UPGMA inicia el proceso de aglutinación.

Luego de comparar los grupos compuestos, la tabla luce así:

Especie	A	B	C
B	9	–	–
C	8	11	–
DE	13,5	16,5	11,5

En esta nueva matriz, la menor distancia es la que separa las especies A-C (8), de modo que se crea un nuevo grupo (AC). Entonces,

$d(AC)B = ½\ d_{BC} + d_{BA} = ½\ 11 + 9 = 10$

Esta formación de grupos continúa, hasta que se han incluido todas las especies.

Unión al vecino *(Neighbor Joining)*

Este método no asume homogeneidad de las tasas de cambio, de modo que no requiere que la distancia entre dos taxa sea igual a la distancia de las ramas que los unen. Este método no estima la distancia filogenética por ajuste, sino por la construcción de un árbol *estrellado* para luego computar la sumatoria de la longitud de las ramas de todos los árboles generados. En seguida elige un par de taxa que sean *vecinos*, computa la suma de sus ramas y mantiene como vecinos a los pares de taxa que reduzcan la sumatoria de todas las ramas y así sucesivamente hasta terminar el proceso de unión. Finalmente, se elige el árbol con las ramas más cortas. Es un método computacionalmente rápido, estadísticamente muy robusto y certero, excelente para cualquier análisis inicial.

Métodos de optimización

Estos métodos se inician con la definición de un criterio de optimización (función objetiva) que evalúa un árbol dado. En un segundo paso, se usa un algoritmo específico que computa el valor de la función objetiva y encuentra el árbol que tiene el mejor valor de acuerdo al criterio seleccionado. Estos métodos permiten comparar filogenias alternativas entre sí, y luego eligen la mejor. Por lo tanto, el algoritmo no es más que la herramienta utilizada para la evaluación de la función objetiva. Así, las presunciones evolutivas de la optimización están desacopladas del análisis de la función objetiva. Pero la claridad de la estrategia de optimización lleva implícita una lentitud computacional que se deriva del proceso de elección de los árboles. Por ejemplo, si m es el número de taxa, el número de árboles posibles es: $[(2m-3)!]/[2^{m-2}(m-2)!]$. Esto equivale a decir que para 10 taxa, el número de árboles posibles será 34.459.425.

Máxima parsimonia

Mediante este método de optimización, se selecciona el árbol filogenético que tenga el menor número de cambios (= pasos) en el (o los) caracteres elegidos para explicar los datos observados. También supone que cada sitio mutable lo ha hecho solo una vez, de modo que la diferencia la comparten todos los miembros del linaje mutado. El método asume que el árbol más corto refleja las verdaderas relaciones de parentesco. El criterio de optimización del mé-

todo de parsimonia se basa en el número de pasos y su relación con el índice de consistencia; por lo tanto, si se contabilizan esos pasos, dan cuenta de los estados de un carácter, y el índice de consistencia más alto indica la mayor congruencia entre los caracteres utilizados.

Evaluación y confiabilidad de los métodos de inferencia filogenética

Una hipótesis filogenética carece de apoyo si es refutada por la evidencia crítica o si se contradice con otra hipótesis igualmente crítica. Una hipótesis filogenética tiene apoyo si su grado de corroboración es mayor que el de otras, aunque el grado absoluto de corroboración sea bajo. La consistencia es una forma de evaluación que permite aproximarse a la verdadera filogenia mediante acumulación de datos (Sytsma y Pires, 2001). La prueba de tasas relativas permite estimar si dos ramas son equiparables. Si lo son, se puede utilizar el reloj molecular. También se puede utilizar la varianza de la longitud de las ramas o hacer una comparación no-paramétrica de las distancias.

Los métodos bayesianos están íntimamente relacionados con los modelos probabilísticos, pues derivan la distribución de los árboles según su probabilidad *a posteriori*. Para ello, usan la fórmula matemática de Bayes, combinada con la función de probabilidad posterior aplicada sobre los árboles (Holder y Lewis, 2003). Los remuestreos aleatorios son una forma muy usada para validar los nodos de un árbol y para cuantificar el grado de apoyo (o soporte) de cada rama. Entre los ejemplos más conocidos para dar apoyo a una topología determinada, están el *bootstrap* y el *jacknife*. El *bootstrap* consiste en remuestrear aleatoriamente la matriz original mediante extracción y reemplazo de los datos, hasta tener una matriz con igual número de filas y columnas que la inicial. Como el proceso es aleatorio, algunos puntos son remuestreados varias veces y otros no lo son nunca. El *bootstrapping* nos da una idea de cuán probable es que una rama no se afecte si se agregan datos con la misma distribución. El valor de *bootstrap* no es sinónimo de intervalos de confianza, porque no hay una relación conocida entre ambos parámetros.

El *jacknife* es una metodología muy similar al *bootstrap,* porque elimina aleatoriamente datos puntuales (filas o columnas) en cada remuestreo de la matriz original. Después se recomputa la estimación de cada rama y se entrega un valor de *jacknife*.

Duplicación génica y homología molecular

Teóricamente, las expectativas de la sistemática molecular deberían mostrar

una correlación 1:1 entre los árboles de genes y de organismos. Sin embargo hay una serie de instancias en que esto no se cumple. El caso más llamativo y conocido se produce cuando hay duplicación génica *(Figura 7-7)*. En esos casos, un gen ancestral produce dos copias (por ejemplo, α y β) y se establecen dos tipos de relaciones. Se denominan ortólogas las copias de un mismo gen (ej. α), en distintas especies. Se denominan parálogas ambas copias duplicadas, dentro de una misma especie (α y β). Para reconocer si un gen A del genoma de una especie X es el ortólogo de un gen B de otra especie, Z, se estima su grado de similitud. Si el gen A es el mejor homólogo de B en la especie X (o viceversa), se concluye que ambos elementos son ortólogos, aunque su discriminación no siempre es fácil. Respecto de su frecuencia de aparición, se ha estimado que las duplicaciones génicas fluctúan entre 0,002 y 0,02 duplicaciones/gen/Ma. Es decir, que en un par de taxa hermanos con genomas constituidos por unos 15.000 genes, se espera encontrar entre 60 y 600 copias duplicadas por cada millón de años.

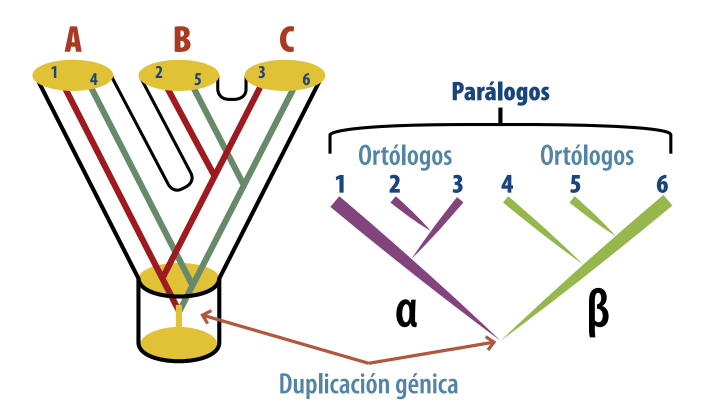


Figura 7-7 Homología por ortología y paralogía

Relación filogenética entre las copias de un gen cuando ocurre duplicación. En el caso de la hemoglobina, a partir de una copia ancestral se forman las cadenas α y β, que son parálogas entre ellas. Las copias parálogas se diferencian por un evento de duplicación. Las copias de las cadenas α (1, 2 y 3) en las especies A, B y C, son ortólogas entre sí. Lo mismo ocurre con las copias 4, 5, y 6 (de la cadena β) en las especies A, B y C. En otras palabras, los genes ortólogos están separados por eventos de especiación, mientras que los genes parálogos difieren entre sí por un proceso de duplicación génica.

Pasos hacia una nueva concepción filogenética

El análisis filogenético tradicional de la zoología ha tropezado desde sus inicios con incongruencias groseras, tercas e irreconciliables. Las diferentes

clasificaciones y sus respectivos métodos han corregido algunas de las múltiples inconsistencias zoo-filogenéticas pero, lo que resuelven por un lado, se desarticula por el otro. La promesa de clarificación filogenética esperada tras el advenimiento de las metodologías moleculares y los análisis genómicos comparados, ha terminado en decepción.

Una limitante tiene que ver con los algoritmos, que asumen por defecto herencia vertical y ancestría común. Contrariando el conocimiento existente, estos procedimientos son impuestos sobre los eventos de poliploidización, de naturaleza intrínsicamente reticulada (Soltis y Soltis, 2000). Por lo tanto, la forma de evidenciar la fusión de linajes debe recurrir a la citogenética molecular, aplicando hibridización genómica *in situ* (GISH; Markova y cols., 2007) o bien análisis de sintenia genómica (Kohn y cols., 2006). No es posible diagramar eventos de reticulación mediante algoritmos de divergencia. Recordemos que todo alotetraploide tiene al menos dos ancestros. Análogamente, y con intención solamente didáctica (porque no se trata de poliploidía), el origen híbrido de la mula *(e.g.,* burro x yegua = mula) contraviene el principio de ancestría común pues existen dos ancestros. El trigo actual (2n, 6x) es el resultado de tres eventos de hibridización interespecífica e igual número de ancestros comunes.

Respecto del origen de los poliploides, la respuesta consensuada clásica presumía su origen mediante fusión de gametos de un solo Adán y una única Eva metafóricos (Stebbins, 1971). Esta suposición implicaba un efecto fundador extremo que reducía drásticamente la diversidad genética del linaje descendiente. Consecuentemente, la variación genética era muy reducida y altamente endogámica. Actualmente sabemos que la poliploidía se inicia por múltiples eventos que involucran distintos progenitores, tanto en el tiempo como en diferentes lugares de su distribución (Ptacek, 1994; Holloway, 2006). Debido a la fusión de linajes, los análisis filogenéticos de vegetales interpretan las instancias de polifilia como reflejo de su origen reiterado o múltiples instancias de poliploidización (Hedren, 2003; Soltis y Soltis, 2003; Tate y Simpson, 2003). El agrupamiento parafilético de los haplotipos cloroplásticos o mitocondriales en el árbol filogenético, se considera evidencia de origen múltiple. Como el origen recurrente puede darse en cualquier área de la distribución, involucra diferentes combinaciones genotípicas que amplían ostensiblemente el espectro de variación de las especies o complejo hibridizante. Los análisis moleculares de haplotipos mitocondriales de musgos y helechos alopoliploides indican origen independiente, con múltiples instancias de hibridización (Soltis y Soltis, 2000). Este sorprendente hallazgo se ha corroborado en muchas otras especies animales y vegetales, indicando que el origen múltiple no es una excepción, sino una regla (Soltis y cols., 2003). El origen

múltiple implica aceptar que en diversos puntos de la distribución simpátrica de los ancestros se produjeron eventos independientes de hibridización interespecífica. El origen múltiple explica por qué los poliploides presentan tanta variabilidad genética a pesar de los conflictos que se derivan de la fusión de dos o más genomas dentro de un misma célula (Jones y Pasakinskiene, 2005).

Como la hipótesis de duplicación genómica (2R-3R) es válida para los animales *(p 427),* las polifilias también deberían reflejar el origen múltiple. Lamentablemente, el tratamiento que se da a las instancias zoológicas no es del mismo tenor metodológico que practican los taxónomos vegetales. Más bien se discuten como peculiaridades homoplásticas (convergencias, paralelismos o reversiones de caracteres), quedándose con el ruido, eliminando la señal filogenética e ignorando la interpretación que realizan sus pares botánicos. Aparentemente, estamos frente a un embarazoso doble estándar que no parece incomodar. Sería una sana práctica contar con modelos analíticos que den cuenta del componente reticulado de la evolución. El origen múltiple no es el único problema a resolverse. La fusión de linajes por simbiogénesis y los conflictos intergenómicos resultantes de la hibridización son una realidad que mucho tiene que decir respecto de la especiación y deberían abordarse con ahinco y desarrollos metodológicos (Comai, 2000; Otto, 2007; Hegarty y Hiscock, 2008).

Es probable que el desarrollo de la filogenética del futuro implique usar la descendencia con modificación como H_0 para luego ponerla a prueba mediante hipótesis alternativas que ilustren verdaderamente la diversificación biológica. La vida no solo es divergencia sino interacción innata como lo atestigua la TGL, la hibridización de linajes, la simbiosis, etc. (Kropotkin, 1972). Suena sensato ampliar el pensamiento filogenético más allá de la descendencia con modificación, porque las vías se cruzan a lo largo y ancho del árbol de la vida (Oliverio y Katz, 2014).

La práctica de la sistemática biológica, luego de 150 años de perseverar tras la misma metodología y marco conceptual, aun entrega el mismo esquema difuso de la biodiversidad animal que se planteó hace un siglo. El apego irrestricto a la doctrina de descendencia con modificación, al estudio de las homologías, a la norma de divergencia genealógica dicotómica impuesta por el cladismo, etc., ha terminado en un embarazoso desencanto. Las explicaciones están plagadas de múltiples paralelismos, convergencias, reversiones, pérdidas y ganancias de rasgos y genes, como si esa fuese la respuesta que todos esperamos (Hinchliff y cols., 2015; *Figura 8-4).* En verdad esas instancias reflejan la negativa biológica frente a un esquema evolutivo que no le es propio, sino adquirido y eternizado por el uso. El punto clave es que A se parece a B no por descender del mismo ancestro, sino porque compartieron genes en

algún punto de sus historias comunes. La hibridización de linajes marinos puede dar respuesta a esas preguntas punzantes que siguen sin respuesta. Al observar el panorama vegetal actual, notamos que *el misterio abominable* de las angiospermas continúa en casi el mismo punto que reportó Darwin. Su explicación es la misma que se esgrime para los Lophotrochozoa.

Pero el problema no es de la disciplina filogenética *per se*, sino de la teoría evolutiva actual, que le ha impuesto una metodología restringida para que las relaciones de los organismos reflejen su historia genealógica, independientemente de qué eventos marcaron dicha historia. Si parte de la historia fue rotulada como hibridización de linajes, según lo atestiguan las hipótesis 2R, 3R y 5R, entonces los parches a los programas filogenéticos actuales no ayudan mucho a entender la reticulación. Solamente están tratando de resolver un asunto puntual, porque el problema de fondo es que el diagrama dicotómico vertical no refleja la dinámica poblacional ni de las especies.

Cuando la sistemática se mire críticamente a sí misma debería preguntarse si es sano seguir en la misma práctica o adoptar otra visión más consonante con la naturaleza. La disciplina filogenética no debería subyugarse al esquema evolutivo de turno, sino descubrir su propio curso evolutivo, con independencia del paradigma hegemónico. Solo así se evitará la circularidad de argumentos entre la teoría evolutiva y la disciplina filogenética. De lo contrario, el modelo impone la forma en que debe graficarse el proceso y la representación gráfica pasa a reemplazar a la ciencia en sí. En tal caso, el problema biológico se torna un algoritmo matemático y el curso evolutivo queda trazado de antemano. La manera de aglutinar especies ya no tiene un referente en los caracteres ni en los organismos, sino en la derivación algorítmica derivada de una visión particular de la naturaleza. Aparentemente, falta análisis epistemológico de lo que implican los datos y las observaciones, para así distinguir entre *software* y biología.

En 1956 surgió la sistemática filogenética (cladismo) basada exclusivamente en el componente genealógico mediante descendencia con modificación. Para ejecutarla se exige linajes bifurcantes y la búsqueda mítica del ancestro común. No obstante, la razón dicta que nuestras presunciones y esquemas filogenéticos deberían basarse en principios axiomáticos genuinos, derivados de la observación de la naturaleza, no en la conveniencia del método o en la ideología científica que subyace al desarrollo del mismo. El estudio filogenético con objetivo evolutivo es deseable, pero no por ello la búsqueda filogenética debe subsumirse a la teoría evolutiva. Al hacerlo, la filogenética corre el riesgo de convertirse en un artilugio circular que, cual *ouroboros* formado por secuencias y genomas, gira y se alimenta de una lógica repetitiva y agobiante.

El estudio filogenético está indicando, al neodarwinismo y visiones post,

que la forma de graficar los procesos que dan cuenta de la diversidad orgánica temporal están errados…

Reticulación

La reticulación se puede observar claramente en las bacterias, cuyas especies intercambien genes a través de TGL. También puede resultar mediante alopoliploidización en plantas o durante la microevolución interespecífica de eucariontes con reproducción sexual. El fenómeno ocurre a menudo debido a la diferenciación de poblaciones alopátricas que más tarde intercambian genes mediante contacto secundario. Los patrones reticulados también pueden aparecer en problemáticas no filogenéticas como en las relaciones parásito-huésped, que involucran transferencia desde los huéspedes. Otra forma es mediante vicarianza o dispersión biogeográfica (Legendre, 2000).

Aunque a nivel microevolutivo las subpoblaciones pueden incurrir en muchos eventos de intercambio genético reticulado, los árboles subespecíficos se basan en un modelo estrictamente divergente que puede conducir a distorsiones del proceso evolutivo. La insistencia en usar métodos arborescentes se basa más bien en la disponibilidad de algoritmos que en la realidad del proceso. Uno de los artilugios que usamos para diluir el problema de la reticulación es hacer una distinción entre los árboles de genes y los árboles de especies. Sin embargo, la forma de combinar los árboles de genes dentro de un solo árbol de especies es aun materia de discusión (Smouse, 2000).

El desarrollo de algoritmos, herramientas analíticas y programas computacionales permite detectar señales contradicctorias en los árboles filogenéticos e inferir la reticulación filogenética con certeza (Makarenkov y Legendre, 2004; Makarenkov y cols., 2006).

Cuando se produce ordenamiento de linajes *(lineage sorting)* se puede producir discrepancia entre el árbol filogenético construido para un gen específico (o un segmento genómico) y el árbol filogenético de la especie. Por ejemplo, si una especie ancestral es polimórfica para los alelos A y B y se divide en dos linajes descendientes, ambos alelos pueden retenerse en los dos linajes *(Figura 7-8).* Si uno de estos linajes se divide relativamente pronto, entonces las tres especies descendientes pueden llevar ambos alelos. En el transcurso del tiempo, cada linaje pierde uno u otro de los alelos debido a deriva génica o selección, de modo que la especie 1 puede retener el alelo A y la especie 3 puede retener el alelo B. Consecuentemente, la especie 2 puede aparecer más relacionada con la especie 1 ó con la 3, dependiendo de si retuvo el alelo A o el B. A medida que transcurre el tiempo, las consecuencias del ordenamiento de linajes y de la reticulación se confunden y pasan a ser considerados rui-

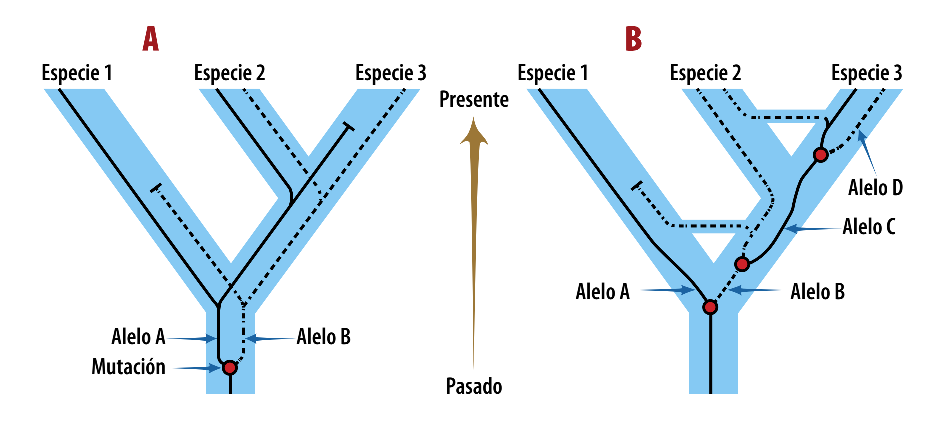


Figura 7-8

A) La elección incompleta de un linaje *(incomplete lineage sorting)* puede producir discrepancia entre el árbol filogenético para un gen específico y el árbol filogenético de especies. Si la especie ancestral es polimórfica (para los alelos A y B) y se divide en dos linajes descendientes, ambos alelos pueden retenerse en ambos linajes filiales. Si uno de estos linajes se divide nuevamente, los tres linajes pueden llevar ambos alelos. Con el tiempo, cada linaje perderá uno u otro alelo por deriva genética o selección. En nuestro caso, la especie 1 retiene el alelo A y la especie 3 retiene el alelo B. Así, para este segmento genómico, la especie 2 parecerá más relacionada con 1 ó con 3, dependiendo de cuál alelo se ha conservado. La retención de B implicaría una coincidencia con el árbol global a nivel de especie. En cambio, la retención del alelo A generaría discrepancias. Los análisis de secuencias de los genomas de humanos, chimpancés y gorilas, indican que los árboles de genes para una parte sustancial del genoma no coinciden con la filogenia global a nivel de especies. Este fenómeno ubica a los chimpancés más cercanos a los humanos que a los gorilas. **B) Flujo génico entre linajes divergentes.** En varias especies de primates, su origen no consistió en una separación rápida con aislamiento genético inmediato. Más bien, los nuevos linajes divergieron y acumularon diferencias genéticas a pesar del flujo génico. Esta representación muestra tres linajes específicos que emergen de un ancestro común en presencia de flujo génico (barras horizontales). El alelo B se transfiere, pero se pierde en el linaje receptor por deriva genética o selección. El alelo C se transfiere y aumenta su frecuencia de manera que se mantiene por mucho más tiempo, pudiendo influir en la trayectoria evolutiva del linaje receptor (especie 2). El flujo génico interlinaje en vez de ser un episodio discreto, probablemente disminuye con el tiempo, hasta desaparecer.

do estocástico. Como resultado, la reconstrucción filogenética se vuelve problemática debido a que la excesiva homoplastía puede deberse a saturación mutacional o a reticulación no detectada. La evolución subespecífica es altamente homoplástica y frecuentemente reticulada y debiera tratarse adecuadamente.

Análisis de la diversidad genética mediante redes

Los diagramas ramificantes representados por un árbol dominan el pensamiento filogenético y la interpretación de los diseños o patrones genéticos. Pero la evolución de los genes de virus y bacterias, los datos genómicos, o el ruido inevitable de las estimaciones filogenéticas, siempre darán origen a diseños más complicados que lo que pueden acomodar los árboles (Jachiet y cols., 2014). La reestructuración genética y la trasmisión lateral son generalmente pasadas por alto debido a preferencias metodológicas. Las expectativas de evolución arborescente están profundamente enraizadas en nuestra cultura de investigación, entrenamiento académico y textos de estudio. Además, mucha diversidad genética es aun desconocida ya que los elementos móviles y las comunidades microbianas generalmente no pueden ser cultivadas en el laboratorio (Jachiet y cols., 2014; Bapteste, 2014). Una forma de solucionar estas limitaciones es pensar que los gráficos matemáticos arborescentes sean un subconjunto de un espacio mayor de gráficos generales, como son las redes. Algo similar ocurre con el microbioma intestinal humano que alberga 100 veces más genes que el genoma humano y en donde aproximadamente el 70% de los genes codificantes no tienen homólogos conocidos.

Los estudios exploratorios mediante redes de datos disminuyen el número de presunciones y, por lo mismo, albergan la esperanza de descubrir diseños nuevos y generar nuevas hipótesis evolutivas. En este sentido, las redes difieren de las aproximaciones tradicionales, orientadas hacia un blanco. Las redes transitan desde la hipótesis hacia los datos (en este caso del microbioma) y consecuentemente permiten apoyar o rechazar hipótesis preexistentes que no son manejables mediante árboles (Bapteste y cols., 2012).

Los métodos basados en redes que utilizan las similitudes de secuencias están entregando esquemas heurísticos y rápidos sobre los genes, su evolución y la evolución de las comunidades en que están insertos. Tales redes son gráficos que conectan nodos por sus bordes, si es que los objetos en los nodos comparten alguna similitud de secuencias. Por ejemplo, en una red genómica dos nodos o genomas se conectan cuando comparten al menos una familia génica. Así, dos organismos que compartan una copia de la glucosa deshidrogenasa podrán conectarse si tienen más del 70% de identidad de secuencias. Cabe destacar que dentro de una red se obtendrán muchas sub redes desconectadas, debido a que ciertas familias génicas no tienen relación (por no tener homología con las proteínas). Dado que las redes son objetos matemáticos, la topología de sus componentes puede filtrar de alguna manera algunos componentes conectados (en nuestro caso las familias génicas). De esta forma pueden describir la conectividad y las relaciones con otros nodos, como también sus coeficientes de conglomeración.

La complejidad y profundidad de las relaciones entre los tres dominios de la vida también desafía los métodos tradicionales. La construcción de una red de similitud génica que

comprendió el proteoma de 14 eucariontes, 104 procariontes, 2.389 virus y 1.044 plásmidos, mostró claramente el origen quimérico de los eucariontes. Esta instancia de fusión entre arqueobacterias y eubacterias no habría podido observarse usando árboles filogenéticos convencionales. También indicó que los genes de eucariontes que se conectan con un determinado dominio de procariontes muestran una tendencia a conectarse con otras entidades del mismo dominio (Álvarez Ponce y cols., 2013). Los genes con ancestría arqueobacteriana o eubacteriana tienden a llevar a cabo diferentes funciones y actuar en compartimientos celulares distintos. Así, el entrelazamiento complejo de las redes sugiere una temprana integración de sus repertorios génicos.

El número de genes bacterianos es muy variable y sugiere una alta plasticidad del grupo. Los componentes que ligan procariontes con eucariontes incluyen genes virales y plasmidiales que son compatibles con la movilidad génica que caracterizó al origen de los eucariontes. Las redes destacan por su efectividad en el estudio de eventos evolutivos profundos.

Los patrones reticulados también pueden emerger por un análisis o procesamiento inadecuado de los datos, por una especificación errada del modelo, por error en el manejo de los datos o por un pobre alineamiento de las secuencias. Pero el análisis de las redes permite reducir drásticamente la malinterpretación de los datos. Más importante aun, informan que la hibridización genómica es una explicación mucho más probable para capturar las diferencias entre los árboles genéticos (Bapteste y cols., 2013).

Pero las redes no están libres de desafíos interpretativos. Se debe seleccionar conscientemente entre los métodos para construir redes y así interpretar adecuadamente los agrupamientos taxonómicos. La genómica tiene el potencial de revolucionar las ciencias, pero está teniendo más y más problemas debido a que no todo es descendencia con modificación. Los biólogos deberán entrenarse en los métodos experimentales y su apoyo estadístico. La comunidad genómica humana, por ejemplo, vela por tales estándares, que debieran ser imitados por todos (Nature, 2012). En síntesis, la responsabilidad está en manos del investigador, quien debe comprender la metodología para aplicarla correctamente y hacer inferencias válidas.

Capítulo 8

Descendencia con Modificación y el Árbol de la Vida



El esquema de la Cadena de los Seres estaba organizado linealmente y era coronado por el hombre como expresión máxima de complejidad y semejanza al plan del Creador. La metáfora del Árbol de la Vida tiene sus orígenes en las ideas de Darwin sobre continuidad evolutiva y divergencia con modificación a partir de un ancestro común. En efecto, Darwin (1859) afirmó: *las afinidades de todos los seres de una misma clase se representan a veces mediante un gran árbol;* de modo que las yemas habrían originado nuevos brotes que, si eran vigorosos, se habrían ramificado excediendo por todos lados a las ramas más débiles. Consecuentemente, a través de las generaciones, el gran Árbol de la Vida habría llenado con sus ramas rotas o muertas la corteza terrestre, cubriendo la superficie con su ramificación continua y hermosa.

La ilustración metafórica del Árbol de la Vida se basa en la concepción filogenética que desarrollara Ernst Haeckel en 1866. Pero, si la vida no es una escala de progresión aristotélica o lamarckiana, ¿cuántos troncos primordiales forman la base del árbol de la vida? Se supuso que este árbol de ramificaciones dicotómicas representaba el atributo más fundamental de la naturaleza, cuya explicación se basaba exclusivamente en descendencia vertical con modificación. El conocimiento actual, derivado de la sistemática biológica, ha corroborado en parte estas ideas, señalando que los organismos vivientes y extintos forman una gran red biótica, conectada genéticamente.

En 1959, R.H. Whittaker propuso un sistema de ordenación de la diversidad orgánica en cinco reinos (Plantae, Animalia, Fungi, Protista y Monera), reconocidos por sus características morfofisiológicas y formas de vida. No obstan-

te, este agrupamiento tenía coherencia relativa dentro de cada reino y no podía reflejar las conexiones inter reinos, debido a que los rasgos utilizados para su construcción no eran equiparables entre sí. Tampoco se basaba en el grado de similitud genética inter reinos, porque los organismos difieren en características que no son equiparables. Por ejemplo, los procariontes se definieron negativamente porque carecían de ciertos rasgos, particularmente de la complejidad morfológica propia de las células eucariontes. La simplicidad estructural de las bacterias (bacilos, cocos, espirilos) incidió en que los biológos las consideraran estrechamente emparentadas entre sí, formando el reino Monera. Lo opuesto sucedía con los eucariontes, que por su naturaleza macroscópica y notables diferencias anatómicas, constituían los cuatro reinos restantes.

Asumiendo que la filogenia representa la evolución, las ramas del árbol debían converger en un tronco único cercano a la raíz. Así se formuló el origen monofilético de la vida, aceptado como verdad inmutable, aunque las paradojas persisten. Además, no hay evidencias independientes que aseguren una organización jerárquica inclusiva del orden natural, porque las secuencias génicas usadas para construir el árbol generan resultados particularmente problemáticos en su base. Así, la noción del árbol universal de la vida descansa en ciertas presunciones respecto del patrón de divergencia cuya validez ha sido probada rigurosamente. Aun más, conociendo la naturaleza del proceso que origina el quimerismo de la raíz, es improbable que la metáfora del árbol se ajuste a la realidad orgánica (Koonin, 2007). El desarrollo científico ha señalado que la descendencia con modificación parece ser solo uno de los mecanismos de transferencia génica a través de la biosfera. El otro está dado por las interacciones colectivas mediadas por TGL, hibridización y poliploidía.

Evidentemente, era necesario usar algún marcador genético común a toda la diversidad orgánica y que fuese escasamente influenciado por el medio ambiente, con el fin de asegurar su objetividad. Este anhelo unificador se satisfizo mediante los avances y descubrimientos propios de la biología molecular. Como la transcripción es común a todos los organismos, los genes ribosomales implicados en esa función son comunes a todo el abanico biótico. Además, por ser la transcripción un proceso tan importante en la síntesis de proteínas, las sustituciones nucleotídicas que la afectasen difícilmente podrían ser aleatorias.

El avance más sustancial en esa dirección unificadora lo produjo Woese (1987) quien, entre otros aportes sustantivos, revivió el interés por las filogenias bacterianas. Utilizó secuencias nucleotídicas de ARN ribosómico 16S como cronómetro molecular común a todos los organismos, independiente de su morfología y forma de vida. El uso de este marcador señaló que la biota terrestre estaba constituida solo por tres **Dominios** de organismos: Bacteria,

Archaea y Eukarya (*Figura 8-1*). Cada Dominio se divide en una multitud de subgrupos anidados jerárquicamente según sus afinidades genéticas (Sapp, 2009b). Por ejemplo, el dominio Eukarya comprende cuatro de los antiguos reinos (Plantae, Animalia, Fungi y Protista). Este agrupamiento dejó en claro que la enorme diferencia celular, fenotípica y de forma de vida, entre plantas y animales, no era un indicador objetivo de sus diferencias.

Otra sorpresa derivada de las filogenias moleculares fue darse cuenta de que las bacterias constituyen un conjunto de linajes mucho más diverso, numeroso y heterogéneo que lo establecido por la costumbre. Al respecto, las bacterias aparecieron aproximadamente 2.500 Ma antes que la biota macroscópica. Por

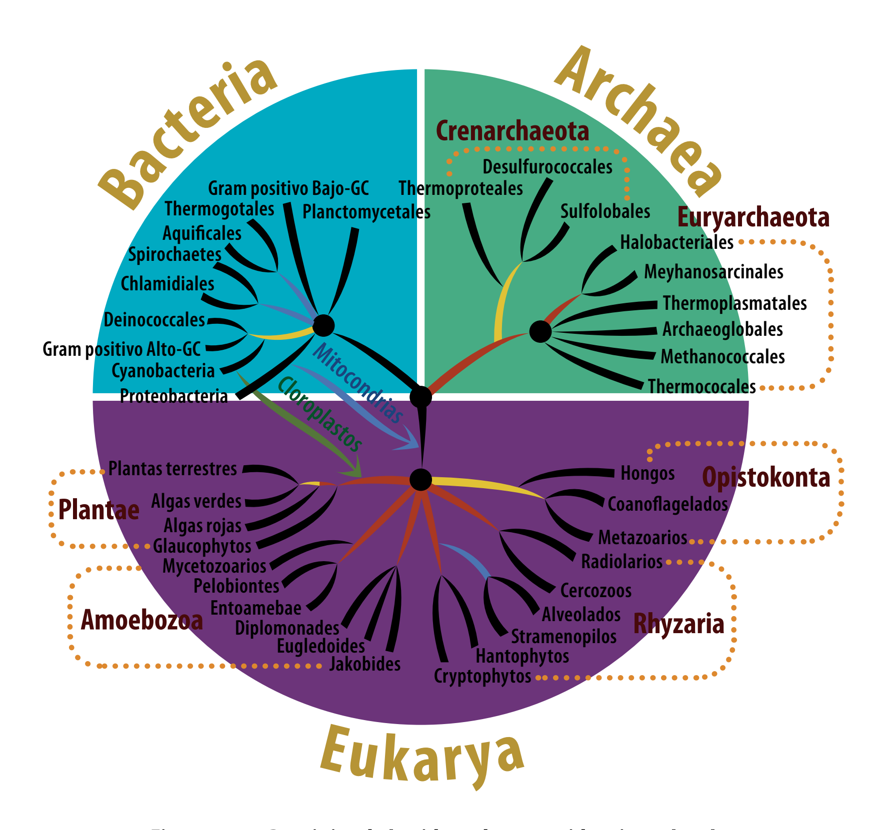


Figura 8-1 Dominios de la vida en base a evidencia molecular
Representación esquemática reciente del Árbol de la Vida. Se muestran las relaciones consensuadas de los tres dominios (Bacteria, Eukarya y Archaea). Las líneas punteadas indican relaciones hipotéticas. En rojo y amarillo se muestran las relaciones que se han identificado y confirmado, respectivamente. Las líneas azules muestran relaciones putativas entre los taxa. Los dos eventos de simbiogénesis bacteriana que dieron origen a mitocondrias y cloroplastos se destacan en azul y verde, respectivamente *(adaptada de Delsuc y cols., 2005)*.

lo tanto, sus características comunes así como sus diferencias deberían ser mayores que entre grupos de divergencia más reciente, dentro de Eukarya. En términos prácticos, las bacterias difieren mucho más entre sí que la distancia que separa a un humano de una lechuga. Algo impensado hace 50 años.

El esquema actual, basado en marcadores moleculares, concluye que la evolución no ha sido solamente un proceso diversificante, pues existe TGL entre organismos no necesariamente emparentados en la base del árbol. Asociada internamente a la complejización de la vida, aparece la fusión de linajes (poliploidización) que es un proceso convergente de antigua data filogenética. Como resultado, se produce anastomosis de ciertas ramas basales. De acuerdo a la teoría endosimbiótica, la transición evolutiva representada por el origen de las células eucarióticas está íntimamente relacionado con la fusión de linajes monocelulares.

El origen de los organelos fotosintéticos y la diversificación de las algas han sido hitos evolutivos trascendentales en la diversificación del árbol de la vida, pues forman la base de la cadena alimentaria del planeta. La aparición de la fotosíntesis es imprecisa, con un rango que abarca entre los 4.000 y 2.400 Ma. La evidencia actual sugiere que las cianobacterias fueron los primeros organismos que liberaron oxígeno como producto de la fotosíntesis (Allen y Martin, 2007). Este proceso usa el agua como donante de electrones y produce oxígeno molecular como producto final. Se estima que las bacterias habrían sido cruciales en el proceso oxidativo, cuyo devenir se asume similar a la formación de depósitos minerales submarinos que acontece hoy en día. Con el transcurso del tiempo, las cianobacterias habrían producido una gran acumulación de oxígeno en el agua y la atmósfera. El registro de la aireación atmosférica está asociado con el término de los depósitos sedimentarios de piritas y su oxidación da cuenta de las formaciones de hierro estratificado. Pero el oxígeno era tóxico para las primeras formas de vida, que habían evolucionado en una atmósfera anóxica y seguramente era un serio contaminante ambiental. De este modo, la citocromo-oxidasa habría sido un gran avance evolutivo, al permitir a los organimos prosperar en presencia de oxígeno (Margulis y Dolan, 2002). Análogamente, la aparición de los anillos de porfirinas representa otra transición evolutiva que habría posibilitado la complejización de las vías metabólicas hacia la quimioautotrofía y la fotoautotrofía. Consecuentemente, la transformación hacia la aerobiosis no obedecería a causas externas a la vida, sino que habría sido generada por el metabolismo de los propios organismos. Estas nuevas directrices ambientales habrían conducido el proceso vital por nuevas vías de exploración aeróbica, mientras se mantenía la evolución anaeróbica.

La aparición de las células eucariontes es una innovación mucho más tar-

día y su punto de inicio es también materia de debate. La hipótesis del origen quimérico sugiere la contribución de múltiples fuentes, mientras que la hipótesis de fusión genómica propone que el origen se logró por simbiogénesis (Margulis y Dolan, 2002, *Figura 15-2)*. Se postula que los plastidios se originaron por endosimbiosis simple, asumiendo que un protista heterótrofo engulló (pero no digirió) y retuvo, en su citoplasma, cianobacterias fotosintéticas de vida libre. Con el tiempo, el procarionte se habría reducido a un plastidio de doble membrana que se transmitió verticalmente a las siguientes generaciones. Los plastidios generalmente contienen un genoma circular que varía en tamaño y contenido genético. Tienen aproximadamente 150 kb y codifican para 100-200 genes. Son comparativamente pequeños en relación a las cianobacterias de vida libre, cuyo genoma contiene aproximadamente 4.000 a 5.000 kb. Los genes del genoma cloroplástico están asociados generalmente a la fotosíntesis, transcripción y traducción de sus genes. En cambio, aquellos necesarios para mantener al plasmidio son codificados nuclearmente.

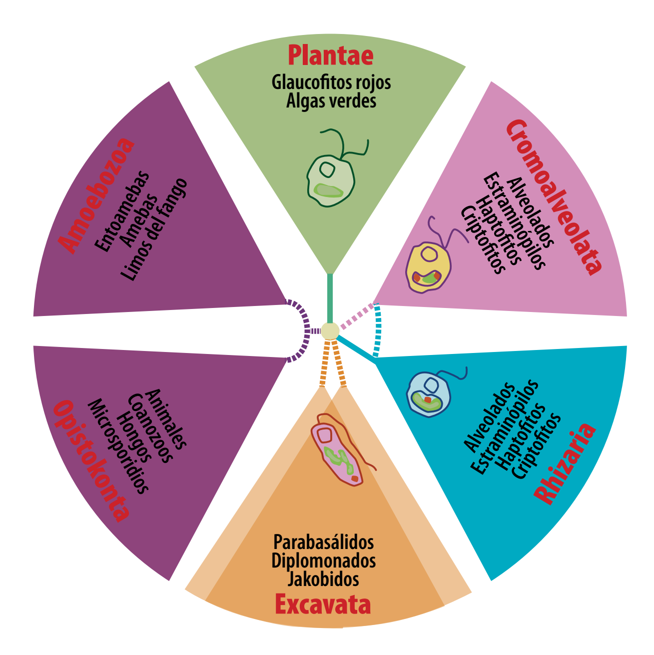


Figura 8-2 Composición del Dominio Eukarya

Esquema de los seis agrupamientos que conforman el Dominio Eukarya. Las líneas punteadas señalan las ramas de posición incierta. Nótese que Rhizaria es un grupo monofilético. No obstante, ciertas ramas en los Excavata y Cromoalveolata sugieren origen a partir de dos o más linajes. Los grupos fotosintéticos formados por simbiogénesis se ilustran con el aspecto de un alga *(basada en Keeling y cols., 2005).*

Las relaciones filogenéticas del dominio Eukarya se han establecido mediante análisis de familias multigénicas, permitiendo reconocer seis súper grupos *(Figura 8-2)*. Uno de ellos es Opisthokonta, formado por animales, hongos y coanoflagelados. Contiene además ciertos protistas ancestrales y todos los procariontes multicelares. Los otros grupos son Amoebozoa (amebas lobosas y limos), Plantae (algas verdes, rojas y plantas terrestres), Chromoalveolata (diatomeas y ciliados), Rhizaria (amebas fotosintéticas, cercomonas y foraminíferos) y Excavata (euglenoides, diplomonas y parabasálidos). Los análisis filogenéticos dan fuerte apoyo a los grupos Opisthokonta y Amoebozoa, mientras que los Cromoalveolata y los Excavata son los más controvertidos, a pesar de los múltiples *loci* y diversidad de organismos estudiados (Keeling y cols., 2005). Los Cromoalveolata, contienen protistas del tipo cromistas y alveolados. Se supone que su ancestro pigmentado se originó cuando un protista no-fotosintetizador engulló un organismo del linaje rojo, después de la separación entre las algas rojas y verdes (Reyes-Prieto y cols., 2007) *(p 465)*.

Plantae

El reino Plantae (Embryophyta) incluye fotoautótrofos multicelulares con pared celular de celulosa. Los grupos existentes incluyen: **a)** briofitos no vasculares, predominantemente haploides, que carecen de traqueidas lignificadas; **b)** plantas vasculares sin semillas, eminentemente diploides, tales como los helechos y los licofitos; **c)** plantas vasculares con semillas tales como las gimnospermas y las angiospermas, también eminentemente diploides (Gensel, 2008).

La vida en la tierra no habría sido posible sin la evolución de las plantas y su transición hacia tierra firme. El origen y evolución de las Embryophyta se inicia monofiléticamente en el Paleozoico medio, entre los 450 y 500 Ma. Alrededor de los 470 Ma, durante el Silúrico o el Ordovícico tardío, un linaje de algas verdes carofitas realizó una transición evolutiva que les permitió permanecer hidratadas y reproducirse mientras estaban en contacto directo con la atmósfera y eventualmente con acceso al agua subterránea. En este proceso habrían tenido acceso al CO_2 atmosférico y a la luz solar. Probablemente no fueron los primeros organismos fotosintéticos en ocupar la tierra, pero su radiación ocupa ahora todos los ambientes terrestres (Delwiche y Cooper, 2015).

Los ancestros de agua dulce más cercanos a los embriofitos son las algas verdes Charophyceae. Estas poseen varios atributos biosintéticos que se manifiestan en toda su expresión en las plantas terrestres, entre ellos la cutícula, los compuestos fenólicos y la vía de la glicolato oxidasa. La ausencia de esporofitos bien desarrollados y de cutícula sugiere que estos órganos evolucionaron durante la transición a la tierra. *Mesostiga* se considera la Charophycea

divergente inicial (Graham y cols., 2000). No obstante, aun se debate cuál es el grupo de algas más estrechamente relacionado con las plantas terrestres (Zhong y cols., 2015). Los análisis filogenómicos indican que el taxón hermano de las plantas terrestres serían los Zygnematophyceae, un grupo de organismos unicelulares filamentosos no ramificados. Los tres linajes de algas con plastidios incorporados directamente al acervo genético eucarionte serían los Glaucocystophytes, las algas rojas y las verdes (Delwiche y Cooper, 2015).

Durante la evolución de las algas, hubo innovaciones como la aparición de una pared celular compuesta de celulosa. También apareció la multicelularidad y la proliferación del meristema apical, un tipo de división celular asimétrica, con retención cigótica y placentación. El origen de los ecosistemas terrestres, incluyendo el desarrollo de suelos y la biota de metazoos terrestres, dependió de la colonización previa que efectuaron las formas ancestrales de las plantas terrestres modernas. Las plantas ancestrales eran morfológicamente similares a los briofitos actuales (musgos) y se conocen desde el Ordovícico. Los briofitos son los primeros organismos que divergen de las algas. Son plantas sin raíces y carecen de tejido vascular. Posteriormente aparecen las plantas vasculares caracterizadas por poseer células conductoras lignificadas y dos tipos de meristemas (apical y radicular).

Otra de las grandes transformaciones que experimentaron los vegetales ocurrió unos 100 Ma después que las plantas colonizaran la tierra. Esta innovación consistió en que la fase diploide (esporofito) se convirtió en la forma dominante del ciclo de vida. A excepción de las algas, las plantas terrestres tienen un ciclo de vida que involucra dos cuerpos morfológicos distintos: el esporofito y el gametofito. La evolución de los planes corporales de las plantas está asociado a cambios fundamentales en estas dos fases. Las relaciones filogenéticas sugieren que la fase haploide era más compleja que la fase diploide en las plantas ancestrales y que, al invertirse esta tendencia, aumentó drásticamente la diversidad morfológica. Esta diversificación se aprecia en los fósiles, desde el Devónico en adelante.

Una complejización morfológica adicional, en las plantas, la representan los cormófitos, claramente diferenciados en follaje, tronco y raíz. Estas plantas leñosas poseen otras dos formas adicionales de tejidos meristemáticos: el vascular y el cámbium. Este último es responsable del engrosamiento del tronco y las ramas. Los estudios comparados indican que las estructuras vasculares son homólogas y derivan de formas más simples (Graham y cols., 2000).

Entre los cormófitos destacan las gimnospermas (coníferas), plantas modernas sin flores que han radiado mediante variaciones dentro de un mismo tema. Pero la radiación adaptativa más espectacular se produjo con la aparición de las angiospermas, un grupo monofilético de plantas con flores.

La filogenia de las angiospermas aun no está completa. Como el número de familias reconocidas por distintos autores varía entre 462 y 589, se prefieren los agrupamientos en base a órdenes. Las filogenias moleculares han resuelto serias incongruencias que se derivaban de la evolución explosiva de ciertos grupos de angiospermas. El gran problema que genera la radiación explosiva es el enorme parecido entre las secuencias nucleotídicas, que no permite una discriminación adecuada de los grupos. Así, al construir una filogenia se forma una politomía no resuelta. Por ejemplo, el loto sagrado (*Nelumbo nucifera*) que previamente se consideraba relacionado con los lirios acuáticos (Nimphaceae), tiene marcada afinidad filogenética con los plátanos orientales (*Platanus*), de modo que su adscripción taxonómica debe modificarse (Gandolfo y cols., 2004).

Contrastando con los grupos animales, la fase diploide multicelular de la vida vegetal probablemente evolucionó en un ambiente terrestre. Su diversificación ha estado acompañada de múltiples innovaciones como por ejemplo la elaboración de una fase de vida de dos ciclos y de un complejo sistema de órganos y tejidos especializados. Los órganos sexuales (gametangios) surgen con un mecanismo de transportes de fluidos muy intrincado. A fines del Devónico surgen los tejidos estructurales tales como la madera, las estructuras epidérmicas para el intercambio gaseoso (estomas), hojas, raíces y los diversos órganos que alojan las esporas y semillas. También debemos mencionar la pared celular de celulosa, el fragmoplasto citocinético, los plasmodesmas, los meristemas apicales, la proliferación celular apical que origina la ramificación, los tejidos tridimensionales, la división celular asimétrica, la capacidad de especialización celular, la retención del cigoto y la placenta. Las plantas a menudo se describen por su construcción modular que permite flexibilidad en la producción de los órganos en respuesta a las condiciones ambientales. Las plantas también difieren de los animales porque poseen una historia de vida sexual que involucra la alternancia entre el esporofito y el gametofito, que pueden tomar vías evolutivas diferentes.

La pared celular tiene funciones morfofisiológicas esenciales y sugiere que no es homóloga de las paredes de las algas verdes. Aparentemente, las paredes de celulosas entre los protistas evolucionaron muchas veces a partir de bacterias endosimbióticas. El fragmoplasto es un nuevo tipo de pared celular, de gran importancia en el plan corporal básico de las plantas terrestres. A nivel celular es una disposición microtubular que provee de un nuevo mecanismo de citocinesis. Los plasmodesmas son canales revestidos por membranas celulares que contienen disposiciones proteicas y retículo endoplásmico tubular. Estas estructuras proveen una vía para la comunicación citoplásmica entre células vecinas que, de otra forma, se mantendrían separadas por la pa-

red celular. Los plasmodesmas aparecen solo en las Carofíceas, que también pueden generar citocinesis mediante los fragmoplastos. De allí que parezca probable que fueran un precursor necesario para el origen evolutivo de los primeros plasmodesmas. La ramificación filamentosa indica que los organizadores polares del huso adquirieron la habilidad de cambiar la posición angular en 90°. En las plantas superiores, la división celular asimétrica está asociada con los reguladores de los dominios de transcripción que terminan produciendo una distribución diferencial de los determinantes citoplásmicos del desarrollo. Respecto de la placenta, la señalización entre el esporofito y el gametofito incluye la producción de células haploides de transferencia placentaria. Estas células de transferencias corresponden a un rasgo regular de los embriofitos y muestran muchas digitaciones internas que aumentan la superficie de la membrana para aumentar el flujo de las fotosintetasas a través de uniones intergeneracionales que habían facilitado el origen del embrión vegetal. De este modo, los principales cambios del plan corporal, luego de la divergencia entre los briofitos y las plantas vasculares terrestres, comprenden el origen de un meristema apical del esporofito, que permitió la producción de órganos. Además, debe mencionarse la capacidad de los meristemas iniciales, cuya proliferación permitió la ramificación del esporofito en las plantas vasculares. La ramificación del esporofito confirió un mayor tamaño del cuerpo, mayor productividad y potencial reproductivo. Por otro lado, los múltiples puntos de crecimiento del esporofito permitieron las especializaciones de los sistemas de ramificación que forman las hojas, los conos y las flores (Graham y cols., 2000).

Los estudios paleontológicos sugieren que la simbiosis con los hongos permitió la adaptación a la vida terrestre. Muchas estructuras que se encontraron en el Devónico entregan evidencia convincente de que los líquenes (simbiontes entre un hongo y un alga microscópica) ayudaron al respecto. Así, la terrestralización que ayudó a los embriofitos a conquistar la tierra, está ligada a una simbiosis ancestral con los hongos Glomeromicetes, que forman micorrizas arborescentes en el suelo. La diversidad actual de interacciones entre plantas y hongos es parte de la diversidad que existió en el pasado. El hecho de que los prototrofos actuales utilicen hongos para explotar los recursos del suelo ejemplifica claramente su adaptación a la simbiosis, tal como habría sucedido más tardíamente en la evolución de los embriofitos (Selosse y Strullu-Derrien, 2015).

En esta misma línea, estudios fisiológicos y del registro fósil sugieren fuertemente que las primeras plantas terrestres experimentaron una innovación crítica al formar asociaciones endosimbióticas con hongos beneficiosos. En las angiospermas se han caracterizado genes que se requieren para la percep-

ción y transducción de señales fúngicas difusibles que tienen que ver con la formación de la raíz y el intercambio de nutrientes. No obstante, el origen de estos genes y su posible correlación con la colonización de la tierra no está clara. A fin de entregar más luces al respecto se realizó un análisis de 259 transcriptomas de 10 algas verdes y del genoma de plantas terrestres basales. Estos datos se acoplaron a los de la caracterización de las vías evolutivas que condujeron a la aparición de reguladores claves, como las kinasas dependientes del calcio y la calmodulina. El resultado indicó que la vía de señalización simbiótica antecede al origen de las plantas terrestres. Contrastando con lo anterior, los genes río abajo requeridos para la colonización radicular y su patrón de expresión específico probablemente aparecieron luego de la colonización de la tierra. Así se concluyó que el ancestro común de las plantas terrestres actuales habría estado preadaptado para asociaciones simbióticas. Su desarrollo posterior habría permitido la adquisición de vías adicionales que facilitaron formar una simbiosis micorrizal totalmente funcional y arborescente a través de las múltiples rondas de duplicación génica (Delaux y cols., 2015).

La reciente secuenciación del genoma del alga filamentosa terrestre *Klebsormidium flaccidum* (División Charophyta) señala la existencia de genes específicos que se encuentran en las plantas terrestres, como el flujo cíclico de electrones. También se ha reportado hormonas vegetales y homólogos de algunos intermediarios de señalización, requeridos para la acción hormonal y la señalización necesaria para adaptarse a estrés abiótico como la sequía, la salinidad y el congelamiento. Su genoma también codifica para un sistema primitivo que protege contra los efectos negativos de la alta intensidad luminosa. Así, el genoma de *K. flaccidum* indica que adquirió la maquinaria fundamental requerida para la adaptación a los ambientes terrestres (Hori y cols., 2014). No obstante, aun falta mucho por conocer sobre la genómica de las algas para obtener una mejor comprensión de la evolución temprana de la vida vegetal.

Algunos aspectos fundamentales del plan corporal de las plantas difieren fundamentalmente de los metazoos. No obstante, las células del meristema apical vegetal son análogas a las células madre de los metazoos, por su capacidad de generar tejidos especializados (histogénesis). Además, las plantas difieren de los animales por la capacidad de generar órganos (hojas y tallos) y sistemas de órganos reproductivos (conos o flores) durante toda su vida. Para nadie es desconocido que las plantas inician el proceso de floración y producción de semillas todos los años. Esto significa que los órganos que producen células germinales (y los gametos mismos) se forman reiteradamente durante la vida, algo impensado en el mundo animal. En efecto, los órganos reproductivos de los metazoos están determinados embriológicamente y, por

lo mismo, la variación es limitada comparada con la de las angiospermas, que renuevan su acervo anualmente.

Los estudios moleculares han evidenciado que la evolución de las angiospermas ha estado marcada por tres episodios de duplicación genómica (poliploidía), al igual que lo reportado en la evolución de los cordados. La duplicación genómica de las angiospermas ha sido crucial en la creación de nuevas vías regulatorias y genes maestros que especifican la diversificación morfológica (De Bodt y cols., 2005). Recientemente, Jiao y cols. (2014) han reportado evidencias genómicas de dos nuevas duplicaciones que habían pasado desapercibidas en las plantas con semilla; consecuentemente, la información actual señala cinco rondas de poliploidización en los vegetales *(p 429).*

Panorama actual de la clasificación animal

El estudio de la filogenia animal ha estado marcado desde sus inicios por paradojas que se resisten a los análisis más sofisticados. También ha tenido un fuerte componente gradualista basado en la suposición de que la evolución es gradual y continua a todo nivel. El esquema tradicional se ha basado en tres criterios: **a)** que las estructuras más simples preceden a las más complejas; **b)** que las estructuras embrionarias conservadas (patrón de división celular, destino de las estructuras que derivan del blastoporo, modo de formación del celoma, etc.) son ancestrales; y, **c)** que la arquitectura general del cuerpo (tipo de simetría, segmentación, etc.) es un indicador objetivo de agrupamiento monofilético. Pero muchos de estos caracteres son lábiles y corresponden a *grados de desarrollo* en vez de representar *clados* naturales. Por *grado* se entiende el nivel de desarrollo o de complejidad organísmica, mientras que el concepto de *clado* se refiere a un conjunto monofilético de ancestros y descendientes, independiente del grado de avance o modificación morfofuncional de los embriones o adultos.

La aproximación gradualista también se ha usado para inferir parentesco basado en la conservación de rasgos embriológicos como el modo de formación del celoma animal. El celoma es la cavidad corporal destinada a alojar los órganos internos. Se desarrolla entre el mesodermo esplácnico (dorsal) y el visceral (ventral). Según su desarrollo, los animales se han agrupado en acelomados (tenias o platelmintos), seudocelomados (rotíferos, gastrotricos, nemátodos, nematomorfos, acantocéfalos, entoproctos, etc.) y eucelomados (equinodermos y cordados). De acuerdo a lo ya dicho, los animales acelomados se consideraban ancestrales en relación con los seudocelomados y estos, a su vez, ancestrales de los eucelomados (Hyman, 1940).

El uso de esta aproximación fenética y mixta generaba clasificaciones que

dependían del criterio con que el investigador utilizaba los datos. El celoma era determinante para crear los clados en la clasificación animal. Actualmente, se estima que no es un buen indicador de parentesco, debido a que ha experimentado involución en distintos linajes. Así, un *clado* puede estar formado por animales con desarrollo celómico muy dispar y sin embargo ser monofilético. El ejemplo más dramático de esta disputa lo constituyen los Lophotrochozoa, una agrupación heterogénea de animales seudocelomados compuestos de distinto número de taxa según el autor que investigue el grupo. Como resultado, los Lophotrochozoa han sido una suerte de basurero zoológico, donde se agrupaban todos los taxa que no tenían claras relaciones filogenéticas entre ellos.

La polaridad embrionaria anteroposterior en relación al blastoporo también se ha utilizado como criterio tradicional para formar dos grandes divisiones. Los animales que originan el extremo anterior del cuerpo partir del blastoporo, se denominan protostomios. Los animales que originan el ano a partir de ese lugar, se denominan deuterostomios. Pero la persistencia embrionaria del blastoporo no siempre se mantiene y también se piensa que puede originar agrupamientos artificiales.

Una vez que se empezón a secuenciar genomas completos, la aproximación filogenética a la clasificación se transformó en filogenómica. Sin embargo, esta aproximación no ha logrado clarificar las relaciones basales ni muchas de las terminales del árbol de la vida. La secuenciación de 260 genomas completos y los 1.000 proyectos genómicos en marcha, destacan la relevancia de estos estudios. La filogenómica ha confirmado la monofilia de muchos de los taxa animales analizados morfológicamente. Por ejemplo, las relaciones de hermandad filogenética entre los protozoos coanoflagelados y los animales multicelulares se han corroborado molecularmente (Delsuc y cols., 2005). Además, la posición de los platelmintos acelomorfos implica que serían el grupo hermano de los restantes bilaterios (Hejnol, 2009).

Lo primero que sobresale en esta aproximación filogenómica es que varios phyla, de apariencia externa muy dispar, forman grupos monofiléticos. Consecuentemente, el concepto de phylum, basado en el plan corporal de los organismos, se ha tornado obsoleto porque muchos clados monofiléticos no comparten el mismo diseño arquitectural (el *Bauplan* de los estructuralistas). El Phylum Arthropoda, de controvertido origen monofilético, es un buen ejemplo de la diversidad de planes corporales. Por ejemplo, los insectos tienen tres pares de patas restringidas al tórax. Están formados por cabeza, tórax y abdomen, mientras que los arácnidos presentan cuatro pares de patas y tienen cefalotórax y abdomen. Los Crustacea tienen cinco pares de extremidades. Los Myriapoda (ciempiés) tienen docenas de extremidades organizadas

en un par por cada segmento. En cambio los Diplopoda (milpiés) tienen dos pares de extremidades por segmento. Todo ello redunda en que el grupo no pueda ser entendido cabalmente.

Aunque no parece una práctica sana, algunos sugieren elegir ciertos genes marcadores a fin de enfatizar la monofilia del grupo. También se sugiere usar marcadores de lenta tasa de cambio, o una combinación de métodos y grupos seleccionados para lograr acomodar los resultados al modelo. Pero a pesar de ello, los crustáceos mantienen relaciones laxas que son de poca utilidad para discernir su ancestría (Hassanin, 2006). Otro estudio recobra la monofilia de Arthropoda, Pancrustacea, Malacostraca, Insecta, Myriapoda y Chelicerata. Sin embargo, Maxilipoda y Hexapoda son parafiléticos para Koenemann y cols. (2010). En cambio, para Meusemann y cols. (2010) Crustacea es parafilético, Hexapoda es monofilético y el agrupamiento de Myriapoda depende del método usado. En síntesis, el mayor clado de invertebrados sigue sin una filiación clara.

Respecto de los bilaterios, se reconocen tres clados monofiléticos: Deuterostomia, Ecdysozoa y Lophotrochozoa (Philippe y cols., 2005; Telford y cols., 2015). El clado Ecdysozoa aparece como monofilético y a él pertenecen distintos linajes animales que mudan su caparazón externa (artrópodos, onicóforos, crustáceos, nemátodos, nematomorfos, tardígrados, priapúlidos y quinorrincos). Otro clado de bilaterios monofiléticos, pero con nula resolución de sus ramas, son los Lophotrochozoa. Estos animales comparten la presencia del lofóforo, un apéndice para la alimentación que se encuentra en organismos muy dispares en morfología y forma de vida. Entre ellos se cuentan los moluscos y una serie de grupos marinos menores como forónidos, sipúnculos, braquiópodos, nemertinos, entopoctos, rotíferos gastrotricos y platelmintos. Sus relaciones son poco comprendidas, pues los análisis generan politomías groseras que se atribuyen al poco tiempo de divergencia. Curiosamente, en esa angosta ventana temporal se formaron animales sésiles, otros con aspecto de gusano, otros con concha, pero que comparten la larva trocófora.

Los deuterostomios comprenden los vertebrados, varios cordados invertebrados (Ambulacraria) donde se encuentran los Equinodermata y los Xenocoelomorpha con el género *Xenoturbella,* un animal enigmático con aspecto de gusano. Los deuterostomios se distinguen de los protostomios por una serie de rasgos del desarrollo que incluyen los planos de clivaje inicial, el destino de las estructuras que se derivan del blastoporo y el origen del mesodermo durante la embriogénesis. Los análisis filogenéticos sugieren fuertemente que esta innovación apareció antes de la explosión del Cámbrico y que los urocordados (ascidias) serían el grupo hermano de los vertebrados. Por lo tanto, los cefalocordados estarían más relacionados con los equinodermos

que con los vertebrados. Esta conclusión contrasta con la idea original que sostenía mayor afinidad entre vertebrados y céfalocordados. Ciertas clasificaciones reconocen tres clados de deuterostomios vivientes: Olfactores (urocordados y vertebrados), Ambulacraria (hemicordados y equinodermos) y Xenoturbellida (*Xenoturbella bocki*, Blair y Blair-Hedges, 2005; Bourlat y cols., 2006). Pero en una reciente clasificación, el origen de los cordados es tentativo, volviendo a generar incertidumbres que se creían superadas (Telford y cols., 2015). Previo a la divergencia de los Eumetazoa se separan Porifera, Placozoa, Ctenophora y Cnidaria, aunque no se resuelve con certeza el orden de divergencia entre ellos *(Figura 12-5)*.

En efecto, las filogenias más recientes aun muestran muchos y gruesos cabos sueltos dentro de la clasificación animal (Compárese Telford y cols., 2015, con Halanych, 2004). Por ejemplo, el origen de las primeras divergencias, como las que originan los clados Eumetazoa, Bilateria, Protostomia, Deuterostomia, etc., son tentativas. Además, el número de los taxa que conforman cada clado principal, como también las relaciones de hermandad dentro de cada uno de ellos, no están bien establecidos. Las *líneas punteadas* siguen teniendo preponderancia.

El árbol de la vida

Darwin sostuvo que la diversidad orgánica podía representarse mediante un patrón único de jerarquías inclusivas que mostrara las relaciones entre los organismos. Este árbol de la vida, basado en las similitudes y diferencias, era considerado un atributo de la naturaleza cuya explicación se diagramaba mediante un proceso ramificante de descendencia con modificación. Sin embargo, no hay evidencia independiente que asegure una organización jerárquica inclusiva del orden natural, ya que la incorporación de los dos dominios bacterianos al árbol es especialmente problemática. Las secuencias génicas usadas para construir el árbol no concuerdan, especialmente en la base. Así, la doctrina del árbol universal de la vida descansa en ciertas presunciones respecto del patrón de divergencia que no han sido probadas rigurosamente; pero conociendo el proceso del cual se derivan, es poco probable que se ajusten a la realidad orgánica (Koonin, 2007). Estas limitaciones no implican que las relaciones de los organismos no den cuenta de los mecanismos subyacentes, pero la descendencia con modificación parece ser solo uno de esos mecanismos. Por lo tanto, suponer que exista un solo árbol de la vida es deseable pero no esperable, debido a las interacciones colectivas mediadas por TGL (Doolittle y Bapteste, 2007). Las mayores transiciones evolutivas (paleontológicas, moleculares o morfológicas) muestran un patrón de rápida emergen-

cia de formas asociadas a un nuevo grado de complejidad organísmica, para luego permanecer en *stasis* por largos periodos de tiempo. Este patrón sincopado corresponde a los Equilibrios Intermitentes de Eldredge y Gould (1972). Evidentemente, este planteamiento no concuerda con la proposición original de cambio gradual continuo. En términos geológicos, los nuevos grupos zoológicos aparecen abruptamente y equipados con una nueva organización biológica coherente. No se encuentran grados intermedios, como se esperaría. A fin de evitar este bochorno, se recurre a hipótesis *ad hoc* donde el patrón sincopado a menudo se atribuye a una cladogénesis comprimida en el tiempo, combinada con la inevitable erosión de la señal filogenética (Koonin, 2007).

En su trabajo clásico, Woese (1998) propuso que los estadios iniciales de la vida, incluyendo aquellos del último ancestro celular universal, estaban determinados por la TGL entre las formas primordiales. De tal manera que los linajes individuales bien diferenciados no habrían existido. Por lo tanto, el ancestro habría sido una comunidad con una historia física común, pero no genealógica. Los linajes habrían ido emergiendo a medida que aumentaba la intensidad del intercambio genético entre estos agregados y la vida cristalizaba en células. Bajo este escenario, el ancestro común universal (LUCA) habría sido una población de diversas entidades. Inicialmente, estas entidades habrían estado compuestas de ARN y posteriormente de una mezcla de segmentos de ARN y ADN que pululaban como redes de compartimentos inorgánicos en los afloramientos hidrotermales. Estos compartimentos habrían realizado un amplio intercambio de distintos materiales genéticos, análogo a la TGL. Se supone que la transición, desde una cooperación un tanto egoísta hacia la selección de entidades individuales, se habría producido en esos sistemas que aun no desarrollaban membrana y en cierto sentido se asemejaban a los virus. Los progenitores de estos genomas virales y pre celulares eran indistinguibles, pero la convivencia entre una suerte de parasitismo y algo de cooperación habría permitido la divergencia. Las principales clases de virus habrían emergido directamente de este acervo genético. La eucariogénesis habría sido un segundo proceso que produjo la emergencia de los principales grupos de virus de eucariontes a través de recombinación entre varios bacteriófagos y genomas celulares. Este modelo es en cierto modo un *Big Bang* biológico en donde las nuevas formas biológicas emergen al final de una rápida fase evolutiva inflacionaria, caracterizada por un amplio intercambio de información genética, según el proceso de que se trate. Estos principales tipos de nuevas formas vivientes habrían emergido independientemente a través de un proceso de muestreo desde un acervo de entidades que se recombinaban promiscuamente.

De lo anteriormente expuesto se deduce que la evolución inicial debiera

modelarse más adecuadamente como una malla reticulada, ya que el intercambio de genes se da a través de linajes bastante diferenciados. Las bacterias entonces no tienen una historia única sino que serían más bien quimeras evolutivas, constituidas por una colección de genes o conglomerado génicos con su propia historia. Por lo tanto, el árbol filogenético universal basado en el ARNr sería una representación válida de la genealogía organísmica. Pero difiere de cualquier otro árbol filogenético porque trasciende las células y los organismos modernos. Su divergencia más profunda se extiende hasta los albores de la vida, cuando las entidades celulares eran considerablemente más elementales que actualmente. Estas entidades ancestrales habrían sido básicamente modulares, con una construcción de acoplamiento laxo. Es decir, como no eran células altamente integradas, realizaban TGL a destajo, lo que enmascaraba sus historias genealógicas (Woese, 2000).

La forma de reconocer la TGL supone que, si un organismo es una quimera evolutiva, los distintos marcadores moleculares usados originarán diferentes filogenias en conflicto. El conflicto radicaría en creer que esos genes tienen un origen común, aunque confluyen por TGL. Por ejemplo, los genes incorporados recientemente a menudo difieren en el contenido G+C de aquellos residentes de larga data. También pueden reconocerse por las búsquedas de similitud con el algoritmo BLAST, en donde determinado genoma tiene un cierto número de genes que no están en el genoma de sus parientes más próximos. La incongruencia filogenética entre árboles construidos mediante diferentes familias génicas también sirve para sospechar TGL.

La pregunta que subyace a toda esta complejización es que, si los procesos poblacionales, genéticos, ecológicos o ambientales operando por largo tiempo, son necesarios y suficientes para dar cuenta de la diversidad y la adaptación de la vida tal como la conocemos. Frente a esta pregunta no contamos con una gran teoría unificada. Más bien contamos con un conjunto de herramientas explicativas que nos permite formular hipótesis acerca de eventos pasados individuales usando los procesos observables actualmente. En algunos casos, podemos poner a prueba estos procesos con rigor y disciplina para tratar de comprender ciertos eventos específicos (Doolittle, 2010).

Como los genes, la marea de genomas secuenciados, la TGL y los elementos genéticos móviles no formaban parte de la formulación original del árbol de la vida, se ha propuesto una hipótesis alternativa, denominada *hipótesis de los bienes públicos* (McInerney y cols., 2011). Esta proposición no asume una estructura fundamental ramificada en el corazón de la evolución biológica. Se basa en entidades evolucionantes que se incluyen en el modelo donde los genes se mueven horizontal y verticalmente. Las secuencias de bien público (disponibles para todos los organismos) no son excluyentes. Es decir, ningún

organismo puede efectivamente evitar el acceso a ellas. Tampoco rivalizan, porque la secuencia usada por un organismo también puede ser usada por otro. La evolución generaría mecanismos para compartir ADN y también contra la intromisión de ADN foráneo. De este modo, se supone que emergería un patrón ramificado, formado por una combinación de elementos que acomoden mejor los datos observados.

Una variante de reconstrucción filogenética incorpora todas las unidades evolutivas discretas que constituyen los organismos. Esta filogenia genómica enraizada que conforma el árbol de la vida, se construiría alrededor de un andamio inicial inferido de una supermatriz de genes ribosómicos combinados. Los ribosomas actuales constituirían las hojas del árbol y las ramificaciones se formarían donde existan incongruencias. Existiendo suficientes datos, podría diferenciarse entre la verticalidad de la herencia y aquellos que representen las TGL o la endosimbiosis entre linajes (Williams y cols., 2011).

El árbol abierto de la vida es una reciente arremetida de quienes mantienen la creencia de un árbol universal que una a todos los linajes mediante un diagrama inclusivo de divergencia con modificación. Bajo la presunción de que la falta de caracteres homólogos enturbia la derivación evolutiva dicotómica, este marco conceptual facilita los comentarios y contribuciones comunitarias. El árbol crecerá y se hará más coherente a medida que se disponga de nuevos datos filogenéticos y taxonómicos que se le adicionen (Hinchliff y cols., 2015). Pero este árbol sintético presenta un sinnúmero de conflictos *(Figura 8-4),* politomías (que reflejan incertezas) y también relaciones que serían mejor descritas si se asumiese un esquema reticulado en muchos casos. Por ejemplo, la monofilia de Archaea es controvertida porque en algunos árboles los eucariontes son parte de ellas, en vez de formar un clado independiente. Del mismo modo, los eucariontes y ciertos linajes animales basales señalan conflictos evidentes entre los árboles de genes y los de especies. El conflicto seguramente se debe a TGL no detectada ni cuantificada.

Los genes difieren en su ancestría. Lo único que tienen en común es pertenecer a un mismo genoma. El origen y las relaciones filogenéticas de los bilaterios depende del autor y de los caracteres que se haya utilizado en la reconstrucción *(Figura 8-3).* Así, los conflictos persisten entre larvas y adultos de invertebrados o entre los lofoforados, crustáceos o moluscos. La posición de los Cnidaria es paradójica, pero se trata como si fuese algo reciente y no un problema que se arrastra desde el siglo XIX. Estos contrasentidos dejan en claro que la dicotomía de la vida *mayeriana* y *hennigniana* están sobrepasadas, y que parece existir una continuidad multidimensional en donde diferentes estrategias de intercambio genético confieren una mejor interpretación de los datos (O´Malley, 2010).

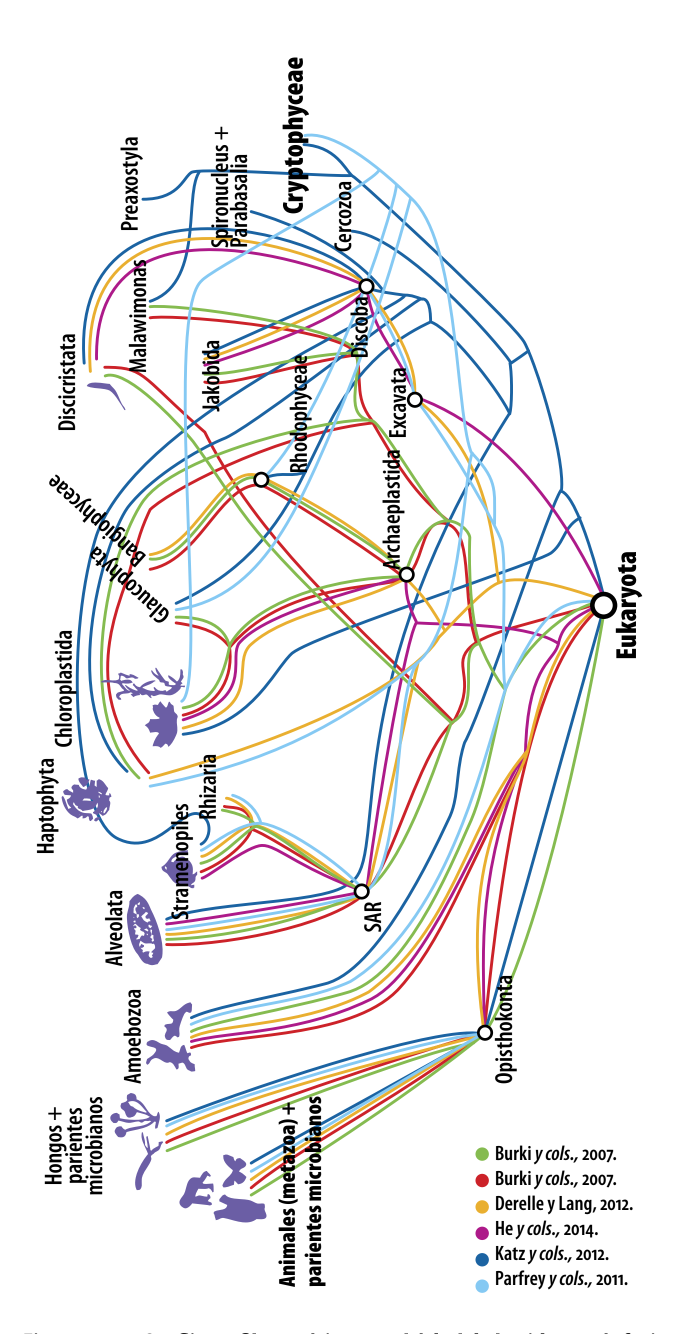
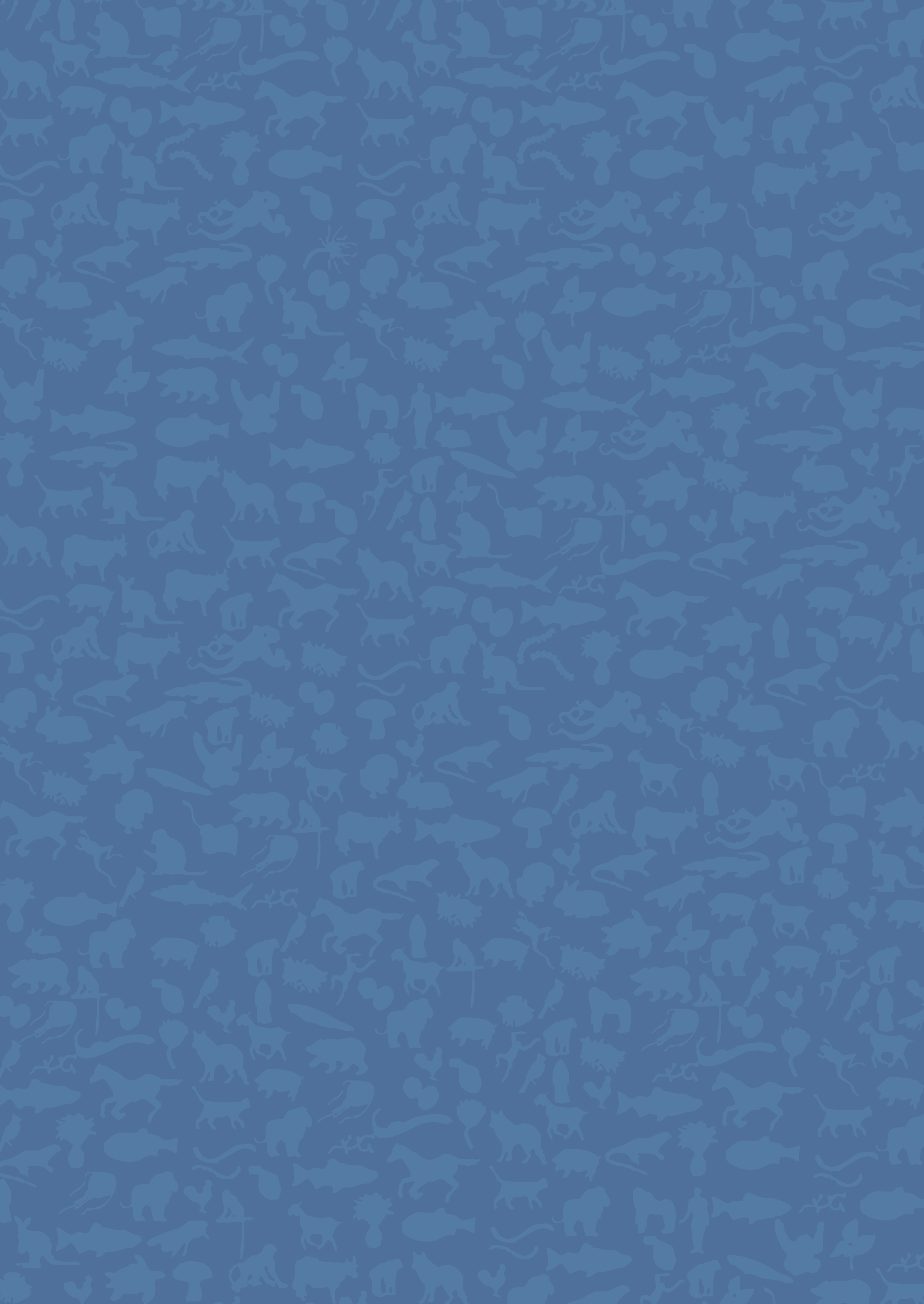


Figura 8-3 Conflictos filogenéticos en el árbol de la vida con énfasis en la base de los Eucariontes

Los diferentes colores señalan los resultados obtenidos por los autores listados a la izquierda *(adaptado de Hinchliff y cols., 2015).*

Capítulo 9

Biogeografía, Deriva Continental y Migraciones



La biogeografía, como disciplina complementaria en el contexto ecológico en que se desenvuelven los organismos, nos señala cuáles han sido los detonantes externos que han moldeado el planeta y la distribución de los organismos que lo habitan. La deriva continental ha entregado evidencias sólidas sobre la dinámica de la corteza terrestre y su incidencia sobre la distribución de la biota. Actualmente sabemos que las masas continentales cercanas se alejaron y desplazaron en distintas direcciones geográficas. La deriva continental, el levantamiento de cadenas montañosas y la separación del ambiente marino en distintos océanos, constituyeron barreras formidables que moldearon la geografía actual y supuestamente promovieron la diferenciación macroecológica del paisaje y de la biota acompañante.

La biogeografía acumula información de muchas áreas biológicas (sistemática, paleontología, ecología) y de otras como la geografía, geología y climatología. Su objetivo es explicar el patrón (o diseño) distribucional presente y pasado, y los desplazamientos continentales que afectaron la biodiversidad. Los patrones corresponden a una organización repetida que ha resultado por la acción de algún proceso. Entonces, la metodología biogeográfica pretende explicar el patrón e inferir el proceso.

Exceptuando raras instancias que contrastan con la mayoría de las hipótesis biológicas, la biogeografía, al igual que la paleontología no es una ciencia experimental. Esto se debe a la imposibilidad de manipular el espacio y además, porque la flecha del tiempo corre en una sola dirección. Así, la biogeografía, como toda disciplina histórica, se basa mayoritariamente en observa-

ciones comparadas, basadas en el principio de uniformitarismo (actualismo). Este principio atiende a que los procesos geofísicos se han mantenido relativamente constantes en el tiempo.

La biogeografía puede dividirse en ecológica (inmediata) e histórica (distante). La biogeografía ecológica tiene que ver con la tolerancia de los organismos a los factores ambientales y su efecto sobre la distribución de los mismos. Entonces, la biodiversidad de un área no se explica por la cantidad de taxa disponibles, sino que resulta de procesos históricos y de la tolerancia ecológica de los organismos. Para la biogeografía histórica, los diseños globales de distribución organísmica están asociados a las escuelas de dispersión y de vicarianza. La paleoecología sintetiza aspectos de la biogeografía histórica y ecológica para entender los eventos que moldearon la distribución de los organismos.

Como resultado de la historia biogeográfica, algunas especies tienen una distribución circunscrita, denominada *endémica.* Los endemismos generalmente resultan por fragmentación del rango de distribución de una especie, causada por alteraciones globales del clima o por la interacción con otros organismos. En el otro extremo de la distribución geográfica está el *pandemismo,* que se refiere a la amplia distribución de una especie.

La iluminación recíproca entre inferencia filogenética y biogeografía ha permitido poner a prueba diversas predicciones consistentes con la distribución pasada y reciente de los seres vivos. Las conclusiones biogeográficas son evaluadas por criterios de simplicidad (parsimonia) y por la coherencia que tengan con las de otras disciplinas complementarias a la evolución. La consolidación de la biogeografía como disciplina predictiva ha sido un largo caminar y está íntimamente relacionada con el desarrollo del pensamiento hipotético-deductivo. Consecuentemente, los procesos más relevantes pueden modelarse como distintos tipos de eventos (distintas hipótesis). Por ejemplo, para reconocer los procesos biogeográficos se utiliza el criterio de parsimonia, que prefiere la hipótesis con menos presunciones que permita explicar los datos. A cada evento biogeográfico posible se le asigna un puntaje inversamente relacionado con su probabilidad o verosimilitud. La hipótesis preferida es aquella que minimiza el puntaje total del evento implicado.

Una breve reseña de los primeros cultores de la biogeografía sirve para ilustrar las ideas que han dado origen a esta disciplina.

Carolus Linnaeus (Linneo) (1707–1778). Naturalista y cirujano sueco que diseñó el sistema de nomenclatura binomial compuesto de género y especie. Este sistema sigue en vigencia actualmente. Linneo abogaba por una creación especial y, dada su fuerte vocación religiosa, pensaba que su destino

personal consistía en catalogar todas las creaciones de Dios *(ad majorem Dei gloriam).* Pero como sostenía que las especies eran entidades inmutables, una de sus preocupaciones biogeográficas era cómo explicar la adaptación de las especies a los diferentes ambientes. Su hipótesis predilecta sostenía que las plantas y animales habían sobrevivido el diluvio universal porque el Arca de Noé había encallado en el Monte Ararat (en la frontera entre Turquía y Armenia). Desde allí las especies se habían dispersado al resto del mundo. Su pensamiento constituye el fundamento de la escuela de dispersión biogeográfica. Teóricamente equivale a considerar que las especies se comportan como un gas en expansión, con un centro de dispersión biótica desde el cual se diseminan los organismos.

Georges-Louis Leclerc, Comte de Buffon (1707–1788). Sostenía que las especies se habían originado mucho más al norte que el monte Ararat y que luego se habían extendido hacia el sur, adaptándose y evolucionando a medida que colonizaban diversas masas continentales en el viejo y nuevo mundo. Este naturalista francés discrepaba de las ideas de Linneo porque observaba que distintas regiones del mundo estaban habitadas por especies muy diferentes, a pesar de sus similitudes abióticas y topográficas. También le parecía muy improbable la dispersión de especies a través de hábitats desfavorables y barreras infranqueables. Especulaba que la vida se había originado en las masas continentales del norte del viejo y nuevo mundo. Argumentaba que a medida que el clima se hacía más frío, la biodiversidad se expandía de forma independiente, de modo que cada área finalmente quedaba compuesta por distintas especies. La Ley de Buffon, que representa el primer principio biogeográfico, afirma que las regiones aisladas, aunque compartan ambientes similares, tienen distinta composición de aves y mamíferos. Estas nociones aun son importantes en la biogeografía contemporánea, ya que señalan que la colonización o dispersión a gran escala está constreñida por la distancia que separa el punto de origen del de destino.

Alexander von Humboldt (1769–1859). Este explorador y naturalista alemán es considerado el padre de la fitogeografía. Su pensamiento está plasmado en su titánica obra de 30 volúmenes, titulada **Personal Narrative of Travels to the Equinoxial Region of America During the Years 1799–1804.** Generalizó aun más la Ley de Buffon al incluir en su formulación las plantas y la mayoría de los animales terrestres. Su trabajo en los Andes le permitió postular que una planta que vive a gran altura, en zonas subtropicales de Sudamérica, enfrenta condiciones climáticas similares a aquellas imperantes a menor altura en la Patagonia. Este principio sigue teniendo vigencia en la actualidad.

Charles Lyell (1797–1875). Es considerado el padre de la geología por su obra **Principles of Geology,** publicada en 1830. También adhería a la noción de cambios climáticos a través del tiempo. Descubrió que a menudo los fósiles estaban adaptados a condiciones que diferían de las imperantes actualmente en los lugares donde se les había encontrado. Documentó las fluctuaciones en el nivel del mar y reconoció el levantamiento y la erosión de las montañas. Estableció que la tierra era mucho más antigua que los pocos miles de años que le atribuía Buffon. Fue el primero en entregar evidencias de eventos de extinción faunística. Sin embargo, creía que la diversidad orgánica había permanecido relativamente constante y que cada episodio de extinción era sucedido por uno de recreación. De modo que no solo había muchos lugares y eventos de extinción sino, además, muchos eventos generadores de diversidad biótica. Aunque Lyell reconoció la naturaleza dinámica de la geología, rechazó el dinamismo evolutivo de las especies. Las ideas geológicas de Lyell sostienen que los eventos del presente son de igual naturaleza y cuantía que los del pasado. Esta posición conocida como uniformismo, contrastaba drásticamente con el catastrofismo, que proponía dimensiones dantescas para los fenómenos geológicos pasados. De acuerdo a este principio, el medio ambiente dirige isomórficamente las fluctuaciones externas, con presiones selectivas similares entre pasado y presente. El uniformismo fue fundamental en el desarrollo de las ideas de Darwin, pues le permitió sostener que el cambio evolutivo seguía un curso gradual y continuo. Es decir, causas iguales producen efectos iguales.

Alfred Russel Wallace (1823–1913). Este naturalista británico es considerado el padre de la zoogeografía por el desarrollo de variados conceptos y principios que aun tienen vigencia. Es además el coformulador de la Teoría de la Evolución por medio de la Selección Natural. Sus contribuciones más importantes están resumidas en sus tres libros: **The Malay Archipelago** (1869), **The Geographical Distribution of Animals** (1876) y **Island Life** (1880). Mediante sus estudios en vertebrados, Wallace expandió el esquema de regiones biogeográficas desarrollado por Sclater y reconoció sus límites, incluyendo el quiebre faunístico y florístico entre el sureste asiático y Australia, conocido como la Línea de Wallace, o Wallacea *(Figura 9-1).*

Origen de los continentes

Rodinia (tierra madre) es el nombre de un continente hipotético que contenía la mayoría de las masas terrestres conocidas (cratones) y habría existido entre 1.100 a 750 Ma atrás, en el Neo-Proterozoico *(Figuras 9-2* y *9-3).* Se pos-

tula que se formó por la acreción y colisión de fragmentos producidos por la disgregación de un supercontinente aun más antiguo, Columbia, que se había formado por eventos de colisión, entre los 2.000 y 1.800 Ma atrás. Poco se sabe de la configuración e historia geodinámica de Rodinia y su existencia se deriva de la presencia de orogenos en prácticamente todos los cratones. Su masa habría estado al sur del ecuador y su núcleo se habría formado por el cratón Norteamérica (que más tarde se convertiría en el paleo continente Laurentia). A su alrededor habría estado el cratón europeo del este (más tarde el paleo continente Báltica), el amazónico y el africano occidental. Por el sur habría estado el cratón del Río de la Plata y el de San Francisco, mientras que en el suroeste habría estado el del Congo y el de Kalahari. Por el noreste habría estado el cratón de Australia, India y la Antártica oriental. La posición de Siberia y la del norte y sur de China, ubicadas al norte del cratón Norteamerica, difieren dependiendo de las reconstrucciones.



Figura 9-1 La Línea de Wallace *(Wallacea)*
Su límite biogeográfico pasa entre el archipiélago de las Sonda y Filipinas. Al norte de Wallacea la fauna es de origen asiático, mientras que en el sur, es de origen australiano.

La hipótesis de Rodinia presume que su fracturación no comenzó simultáneamente en todas partes. Los abundantes flujos de lava del neo proterozoico son evidencia de su disgregación, hace unos 750 Ma, durante el Ediacara. Por esa época, el suelo había estado desnudo pues aun no se colonizaba la tierra

y tampoco se había formado la capa de ozono, de modo que la atmósfera estaba expuesta a la luz ultravioleta directa e impedía que se formara la vida. La gran evaporación de los océanos puede haber aumentado las lluvias que a su vez desgastaban las rocas. Durante el período criogénico, la tierra habría experimentado grandes glaciaciones, de tal forma que los glaciares y los casquetes polares habrían cubierto grandes extensiones (Zhao y cols., 2004).



Figura 9-2 Propuesta de reconstrucción de Rodinia hace 1.100 Ma
Se señalan los múltiples cratones que más tarde darían origen a los actuales continentes. Los puntos rojos localizan granito tipo A, de entre 1.300 y 1.500 Ma.

Columbia (Nuna o Hudsonland) es uno de los primeros supercontinentes de la tierra (Rogers y Santos, 2002) y su tamaño se estima en 12.900 km de largo y 4.800 km de ancho. Por entonces, la costa oriental de India habría estado unida a la región occidental de Norteamérica, mientras que la región sur de Australia habría estado junto a Canadá occidental.

La mayor parte de Sudamérica se supone que estaba rotada, de manera que el lado occidental de lo que actualmente es Brasil se alineaba con la parte oriental de Norteamérica. Esto formaba un margen continental que se exten-

día hacia el borde sur de Escandinavia. Los bloques cratónicos de Sudamérica y África Occidental se habrían fusionado hace alrededor de 2.000 Ma. La fragmentación de Columbia habría ocurrido hace unos 1.600 Ma y se derivaría de una actividad magmática generalizada, hasta que el supercontinente se quiebra, hace alrededor de 1.250 Ma.

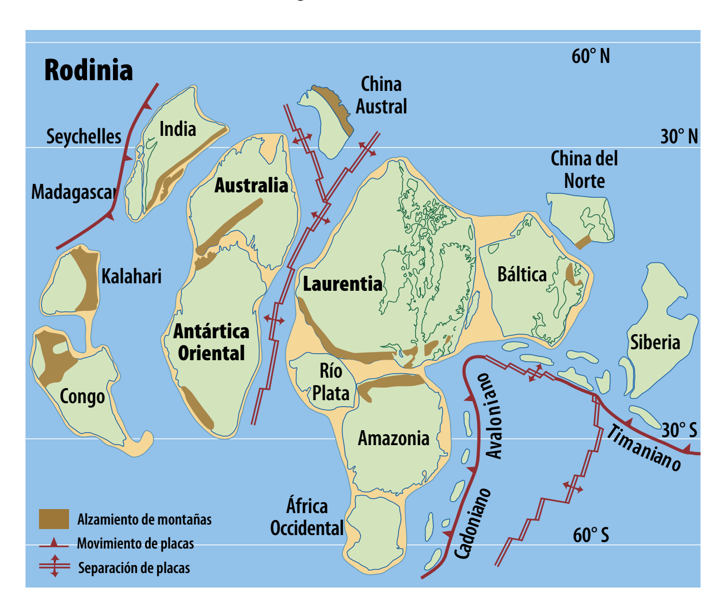


Figura 9-3 Propuesta de Reconstrucción de Rodinia
Se señala el levantamiento de montañas, el desplazamiento de los cratones y la separación de las placas tectónicas que más tarde formarían los continentes actuales.

Deriva continental

A principios del siglo XX, Alfred Wegener entregó ciertas evidencias de que los continentes se movían debido a la dinámica de las placas geológicas. Entre sus argumentos, mostraba la similitud y encaje casi perfecto entre la costa oriental de Sudamérica y la costa occidental de África. Sugirió además que los continentes habrían estado unidos en tiempos remotos, formando un gran supercontinente, Pangea. Otras evidencias indirectas para la deriva continental provenían de ciertos depósitos glaciales en latitudes que hoy día no tienen esas características. Curiosamente, la impronta dejada por los glaciares sobre las rocas encajaba como un puzle si se reorientaban los continentes. Estos argumentos sugirieron a Wegener que las masas continentales habían estado unidas y cubiertas por una gran capa de hielo sobre el antiguo

polo sur. Como evidencias biológicas, Wegener usó el registro fósil de *Lystrosaurus, Mesosaurus* y *Cynognathus. Lystrosaurus* era un reptil mamiferoide terrestre cuyos fósiles se han reportado en India, Antártica, Sudamérica y China *(Figura 9-4).* También usó como argumento la distribución de *Glossopteris,* una planta fósil conocida desde el Pérmico, antes de la disgregación de Pangea. *Glossopteris* tiene aspecto de helecho y carece de adaptaciones para la dispersión marina. Se ha encontrado en India, Australia, Borneo, Sudáfrica, Sudamérica y Antártica. Wegener concluyó que la distribución disjunta de estos organismos tenía una explicación muy sencilla si se postulaba que habían estado ampliamente distribuidos en un gran supercontinente antes de su disgregación.

Al igual que en el caso de los reptiles fósiles, las ratites representan un

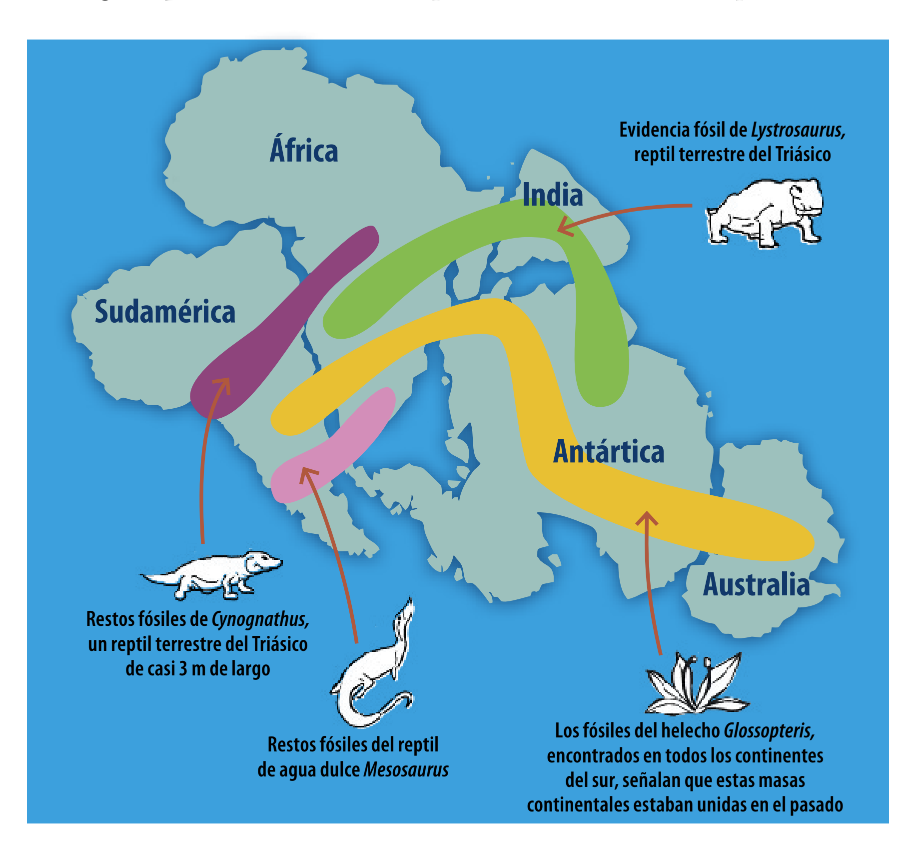


Figura 9-4 Hallazgos que apoyan la deriva continental

Datos usados por Wegener para sugerir la deriva de los continentes. En distintos continentes se han encontrado los mismos fósiles de plantas y animales sin capacidad de dispersión acuática. La deriva continental separó a estos organismos y produjo una distribución disjunta.

grupo de aves no voladoras, cuya distribución gondwánica es paradójica si es que los continentes no se hubiesen desplazado. En tal caso, su similitud morfológica se debería a evolución convergente, aunque la similitud del grupo es demasiado grande y requeriría que las aves hubiesen migrado a través de barreras marinas para diversificarse posteriormente. Alternativamente, el grupo pudo haber tenido un origen monofilético en los continentes del sur y, posteriormente, haber perdido la capacidad de vuelo. Este ejemplo muestra que la deriva continental explica de manera más parsimoniosa el origen de un grupo que se habría originado en lo que actualmente es Sudamérica (Pielou, 1979). La deriva continental así planteada era coherente con otras evidencias indirectas, pero aun faltaban pruebas directas que lo demostrasen.

Tectónica de placas

En 1960, Harry Hess y Robert Dietz revivieron las ideas de Wegener al entregar datos y resultados sólidos apuntando a que el fondo marino se habría formado por desplazamientos de la corteza terrestre *(Figura 9-5).* Sus evidencias se obtuvieron de los diseños magnéticos de las rocas. Sucede que cerca de las fallas oceánicas que separan dos placas, la orientación magnética difiere entre ellas. Esta anomalía indica que las placas tenían en el pasado una orientación distinta de la actual. El fenómeno se explica porque el fondo marino



Figura 9-5 Placas tectónicas que forman la corteza terrestre
Nótese que las zonas de alta actividad sísmica del planeta se localizan en las zonas de contacto entre placas, como la de Nasca, en Sudamérica, o la del Pacífico, rodeando Japón.

puede moverse horizontalmente hasta hundirse en el manto debido a la subducción que se concentra en las zonas de contacto de las placas. Estas colisiones hacen que una de las placas se hunda, mientras la otra se levanta, tal como ocurrió con el origen de la cordillera de Los Andes y los Himalayas. La evidencia de subducción marina se obtuvo de la zona Benioff, un lugar de mucha actividad sísmica. Se han identificado unas 20 placas que se desplazan en la corteza terrestre *(Figura 9-5).* Las placas pueden divergir (creando nuevo suelo marino por erupciones volcánicas), pueden converger (por subducción), o desplazarse lado a lado (transformando los contornos). La tectónica de placas alude al hecho que la corteza rocosa externa de la tierra (litósfera) se divide en varias piezas que se mueven por la lenta convección de las rocas profundas, en estado prácticamente líquido (astenósfera). Su movimiento y colisión ha originado los mayores eventos geológicos de la superficie terrestre, incluyendo cataclismos, erupciones volcánicas, creación de montañas y surcos submarinos.

Disgregación del supercontinente Pangea

Durante el Triásico (alrededor de 200 Ma), el planeta estaba formado por una gran masa continental llamada Pangea, rodeada por el mar universal, Panthalasa. Pangea comenzó a disgregarse en el período Pérmico, hace 225 Ma *(Figura 9-6).* La primera gran división de Pangea generó dos grandes masas continentales cuya disgregación ocurrió durante el período Triásico, hace 200 Ma. Así, se formó Laurasia en el norte y Gondwana en el sur. Gondwana estaba formada por América del Sur, África, Antártica, Australia, e India. Entre Laurasia y Gondwana existía el Mar de Tethys, cuyo remanente actual es el Mar Mediterráneo. Estos continentes tomaron distintas rutas de desplazamiento en relación a sus posiciones originales. Sudamérica lo hizo hacia el sureste, Europa central y Siberia lo hicieron hacia el noroeste mientras que Turquía, Irán, Arabia, Australia y la península de India se desplazaron hacia el noreste. Antártica se desplazó hacia el sur y Nueva Zelandia, hacia el oeste.

Durante el Jurásico, hace 135 millones de años, Laurasia se divide en una parte oriental (Europa-Asia) y otra occidental (Norteamérica). Mientras tanto, en el sur, India ya había iniciado su migración hacia el noroeste. África y Sudamérica aun continuaban unidas, al igual que Australia y Antártica. Durante el Cretácico tardío (65 Ma) Laurasia se diferenció en dos grandes masas, conocidas actualmente como Europa y Asia.

Por su parte, Gondwana se dividió en dos grandes regiones. La fracción oriental estaba constituida por Sudamérica y África, mientras que la fracción occidental estaba formada por Australia, Antártica, India y Madagas-

car. Posteriormente, Sudamérica se separó de África, pero mantuvo conexión con Antártica por el extremo sur. Este puente permitió el intercambio entre Sudamérica y Australia y explica así la existencia de marsupiales en ambos continentes. En el Cretácico tardío comenzó la separación entre Antártica y Australia, para completarse en el Eoceno.

Al final del Cretácico (65-90 Ma) los continentes ya tenían una posición parecida a la actual. Sin embargo, India seguía desplazándose hacia el noroeste, impactando posteriormente contra el sur de Asia. El borde norte del fragmento de India (que provenía de Gondwana) coincide con la línea de los actuales Himalayas. África ya se había separado de Sudamérica, mientras esta última aun permanecía conectada con Antártica por un puente terrestre. Australia estaba bastante separada de Antártica, pero aun mantenía cierta conexión con el continente blanco. En Norteamérica se había producido una



Figura 9-6 Disgregación de Pangea

El continente único, Pangea, comenzó a disgregarse en el Pérmico, formando dos grandes regiones separadas por el Mar de Tethys: Laurasia en el norte y Gondwana en el sur. Ver en el texto la explicación de la deriva continental.

gran división por un extenso mar que desde el norte dividía sus costas.

Durante el Terciario, las frecuentes colisiones entre placas promovieron la elevación definitiva de los principales cordones montañosos ahora existentes (Andes, Himalayas, Alpes). La colisión entre la península Ibérica y Europa creó los Pirineos y, más al sur, el movimiento de África contra Europa cerró el Mar de Tethys occidental, produciéndose el plegamiento de los Alpes en varias fases. Todo este proceso fue acompañado por un intenso vulcanismo y plutonismo, con extrusión de enormes masas de basaltos. En el límite Eoceno-Oligoceno se elevaron en el norte de África los montes Atlas y las regiones de Argelia y Túnez. Por su lado, en el borde pacífico de Norteamérica, la orogenia cordillerana formó las Montañas Rocosas. Aquí se produjo un gran vulcanismo basáltico que originó la falla de San Andrés en California. En el norte de Sudamérica se elevó la región cordillerana de Colombia y Venezuela. Más al sur, el gran vulcanismo del Plioceno originó los volcanes aun activos que se distribuyen en el norte de Argentina y Chile.

A partir del Terciario tardío, los continentes y océanos adquieren sus formas características y también se establece el patrón de circulación oceánico que predomina actualmente. Desde el Eoceno (50-40 Ma) se interrumpe la conexión Groenlandia-Eurasia, formándose la cuenca del mar de Groenlandia y la del océano Ártico. Mientras tanto, en el Oligoceno (30-20 Ma), la península Antártica comenzó a distanciarse del extremo de Sudamérica, dando origen al Paso de Drake. Esta separación contribuyó a la formación de la corriente circumpolar antártica y al aislamiento térmico del continente blanco, hace unos 40 Ma. El arco de las islas Sandwich del Sur es mucho más reciente y se formó hace solo unos 5 Ma.

Durante el Terciario (50-5 Ma), el campo magnético terrestre fue muy variable y el clima se tornó extremadamente inestable debido a la formación de áreas glaciadas en las regiones polares. También ocurrieron cambios en el nivel del mar. Las biotas marinas del Terciario eran numerosas y variables. En el plancton abundaban los foraminíferos, radiolarios y diatomeas, mientras que las asociaciones bentónicas se caracterizaban por la diversidad de bivalvos y gastrópodos. Actualmente se reconocen unos siete *superciclos* y 22 ciclos de elevación y descenso del nivel marino. En Sudamérica y el norte de África se formaron mares muy extensos, que desde el norte separaron sus costas por millones de años. Posteriormente, estos mares desaparecieron.

Durante el Terciario también ocurrieron intercambios faunísticos de relevancia entre distintas regiones, aunque hubo otras, como América del Sur y Australia, que experimentaron un prolongado aislamiento. Consecuentemente, sus respectivas faunas adquirieron características típicamente autóctonas (propias de ese lugar). Un grupo autóctono, monofilético y paradigmá-

tico lo constituyen los Afrotheria, formados por Hyracoidea, Chrysochloridae (topo dorado), Macroscelidae (musarañas elefante), Orycteropidae (oricteropos) y Sirenia. Desde el Cenozoico, los mamíferos y las angiospermas han dominado la biota terrestre. Fitogeográficamente, en Gondwana y Laurasia ha evolucionado una composición floral muy distinta. Los bosques están formados por coníferas en el hemisferio norte y por una mezcla de coníferas y angiospermas en el hemisferio sur. Dos familias de coníferas (Araucariaceae y Podocarpaceae) y las Fagaceae de están restringidas a Gondwana. En las regiones templadas de Sudamérica y Australia la flora está mucho más relacionada entre sí que con la región templada de Sudáfrica. Sin embargo, en la región tropical África es muy similar florísticamente a Sudamérica y Australia. Por ejemplo, el género *Nothofagus* (robles, coigüe) tiene un rango de distribución que abarca Sudamérica, Nueva Zelandia, Australia, Nueva Caledonia y Nueva Guinea. Sin embargo, no se encuentran en África. Por su parte, los representantes de la familia Proteaceae en Sudamérica y Australasia son más parecidos entre ellos que con sus representantes de Sudáfrica. Uno se pregunta entonces ¿por qué África difiere de los otros dos continentes si está comparativamente cerca de Sudamérica? La causa más probable radica en que África se separó de la combinación Sudamérica-Antártica-Australia mucho antes de que esta última se separara del resto. Otra razón de la distinción florística de África es su desplazamiento hacia el norte, mucho más que los otros continentes sureños. Por tal desplazamiento, las plantas que alguna vez compartió con los otros continentes se extinguieron en África debido a cambios climáticos. Pero esta no parece ser la única causa. También es posible que muchas extinciones se hayan producido por competencia con la vegetación que invadía desde el norte, debido a su contacto más estrecho con la sección sur de Laurasia.

Escuelas biogeográficas

Escuela dispersionista

Este pensamiento está íntimamente relacionado con el gradualismo filético, y supone que las especies se difunden como gases, desde un centro de dispersión. Por lo tanto, los organismos se diseminan desde su centro de origen hacia otras localidades fuera de su area de distribución inicial. En el caso de las plantas, la dispersión activa es bastante rara, a diferencia de los animales, donde constituye su principal forma de desplazamiento. Sin embargo, no debe confundirse desplazamiento activo con dispersión, pues muchos taxa animales tiene distribución disjunta debido a eventos de vicarianza. La dispersión pasiva utiliza al agua y el viento como elemento transportador.

En los casos de dispersión a gran distancia, usualmente los desplazamientos superan las barreras fisiográficas. Los biólogos dispersionistas afirman que todo taxón tiende a especiar más activamente en un área restringida, que constituye su centro de origen. Según sus adeptos, la dispersión geográfica pone a los organismos frente a condiciones ambientales diferentes. Este nuevo contexto cambiaría las presiones de selección natural y promovería la diferenciación entre linajes ancestrales y descendientes. Este es un clásico ejemplo de hipótesis ambiental.

Centro de dispersión y centro de origen

Se refiere al movimiento gradual de un individuo o taxa desde el punto en que se originó. Existen varias proposiciones para explicar los centros de dispersión. Una sostiene que la especie ancestral se divide en dos especies descendientes, una de las cuales mantiene las características ancestrales (plesiomórficas), y la otramantiene las características derivadas (apomórficas). En el esquema dispersionista, la especie ancestral continúa ocupando el rango geográfico original del ancestro, mientras que el descendiente apomórfico queda circunscrito a una nueva región periférica, alejada del centro de origen. Los criterios para determinar centros de origen florístico o faunístico han sido muy variados y contradictorios, de manera que cuando un criterio no permitía explicar los datos, se invocaba otro, que satisfaciese la premisa inicial. Tal profusión de criterios generó arduas discusiones que giraban alrededor de la imposibilidad de falsear el concepto de centro de origen. Esta crítica es del mismo tenor que aquellas efectuadas al inductivismo neodarwiniano (Gould y Lewontin, 1979; Gould, 2002). Entre los criterios usados para reconocer un centro de origen se destacan: **a)** que es el lugar con el mayor número de especies; **b)** que es el lugar donde se ubican las formas más ancestrales; **c)** que es el área donde los organismos tienen mayor tamaño; **d)** que es el lugar con mayor productividad (en caso de vegetales); **e)** que es el punto de convergencia de distintas rutas de migración, y; **f)** que es el sitio más independiente de un hábitat restringido.

Vicarianza

La hipótesis de vicarianza biogeográfica hace hincapié en que la distribución ancestral de los organismos se fragmentó por barreras que determinaron un modo de especiación alopátrica *(Figura 9-7).* Al respecto, la deriva continental ha incidido sobre la distribución de los organismos a través de la historia y ha producido los patrones de distribución vicariante de las especies. La vicarianza sostiene que la distribución disjunta tiene su origen en la separación de las masas continentales. En efecto, la disgregación de la corteza terrestre permite explicar la distribución gondwánica de muchos grupos antiguos y paradigmáticos como las aves ratites, los marsupiales, las especies



Figura 9-7 Dispersión vs Vicarianza
Diagrama que muestra el contraste entre la escuela dispersionista **(A)** y la vicarianza **(B).** La cruz representa una barrera.

arbóreas de los géneros *Nothofagus* (robles, lengas y similares), araucarias, mirtáceas y proteáceas.

Las pugnas entre los biogeógrafos dispersionistas y los vicariantes han sido intensas. El excesivo énfasis dispersionista para explicar las distribuciones disjuntas, heredado del darwinismo, es a la vicarianza lo que el gradualismo filético ha sido para los equilibrios intermitentes. Para los biogeógrafos vicariantes, el concepto de centro de origen es inconsistente con la alopatría y debería abandonarse porque el fundamento para comprender la distribución biótica actual está en las subdivisiones históricas que ha experimentado la biota ancestral. Aparte de implicar que la división es un prerrequisito para la divergencia evolutiva, lo importante de este argumento es que la disgregación afecta al rango geográfico de una biota completa y no el de una especie en particular. Por lo tanto, existen patrones biogeográficos generalizados y consecuentemente, no hay centros de origen. También objetan que se requiera invocar la dispersión para explicar la distribución alopátrica de especies relacionadas. La simpatría actual puede haberse originado porque las especies inicialmente alopátricas se pusieron en contacto por dispersión. En resumen, se argumenta que, sin vicarianza, la biota mundial consistiría de pocas especies porque la deriva continental genera el contexto necesario para el aislamiento geográfico y es sabido que la separación de los linajes precede a la especiación. Frente a estas disputas, el método hipotetico-deductivo permite contrastar las predicciones de ambos modelos, para ver su pertinencia. El desarrollo de este procedimiento ha indicado que ambas explicaciones son válidas y existen ejemplos contundentes que les brindan apoyo empírico.

Cladogramas de área

El desarrollo de la sistemática filogenética ha incidido fuertemente en el desarrollo de la biogeografía vicariante porque reconoce como naturales solo a los grupos monofiléticos. La metodología cladista de Hennig (1956) privilegia la información filogenética en la reconstrucción biogeográfica. Además se presume que la especie ancestral continúa ocupando el rango geográfico original del ancestro (regla de progresión de Hennig). Así, se llega a la fu-

sión entre la filogenia y la filogeografía, que origina los cladogramas de área. Estas representaciones son esquemas dicotómicos que representan visualmente la divergencia entre grupos monofiléticos, sobrepuesta a sus áreas de distribución *(Figura 9-8).* La congruencia entre ambos cladogramas, que incluye diferentes taxa, refuerza el argumento de monofilia. Por el contrario, la incongruencia filogenética implica que los diferentes taxa dentro del clado tuvieron historias diferentes que sugieren dispersión y extinciones locales. La lógica que permite unir hipótesis filogenéticas y geográficas predice que si la especiación es iniciada por aislamiento geográfico (alopatría), las relaciones

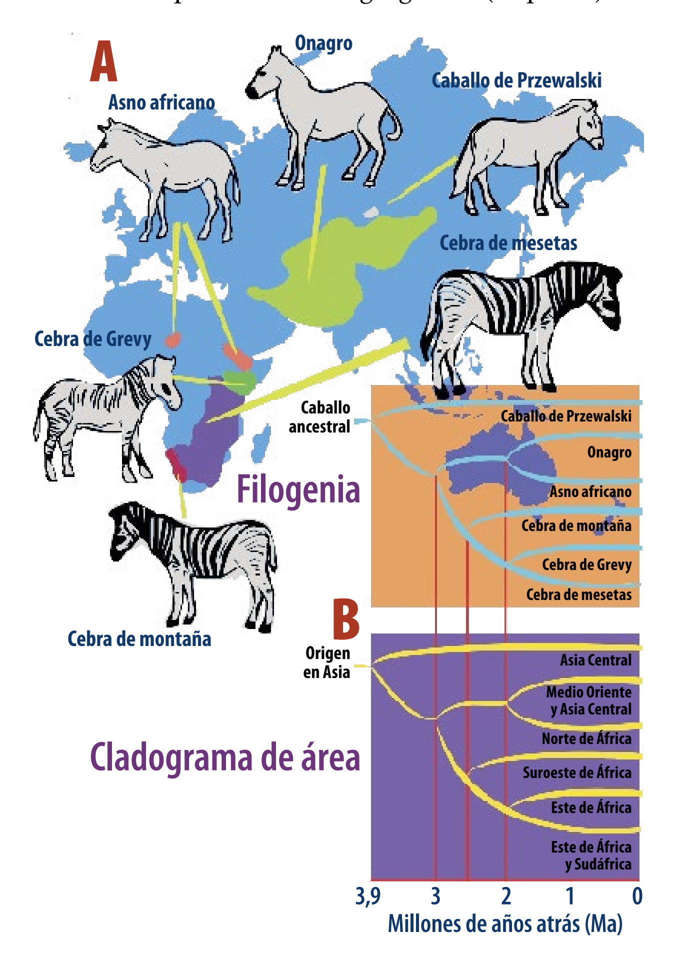


Figura 9-8 Evolución de los caballos y cladograma de área

A) Según su distribución actual, Asia central representa la región de origen del grupo (en amarillo). Las formas africanas son derivadas. **B)** El grado de divergencia molecular coincide con la distribución de las distintas especies, indicando la consistencia del cladograma de área.

filogenéticas deben reflejar el tiempo relativo en que se inició la separación de los taxa. Partiendo de la premisa anterior, la filogenia cladista permite formular: **a)** hipótesis filogenéticas sobre las relaciones ancestro-descendiente entre los taxa; y **b)** hipótesis biogeográficas que expliquen las relaciones históricas de las áreas de distribución de esos taxa.

Así, tanto las hipótesis filogenéticas como las reconstrucciones biogeográficas permiten explicar la ramificación histórica de un linaje en el tiempo y espacio. Sin embargo, la situación se torna más compleja cuando la distribución disjunta se produce por dispersión. Los cladogramas de área deben ser consistentes con los principales eventos que dan cuenta de la disgregación de Pangea. En el caso de los marsupiales *(Figura 9-9),* el cladograma de área es consistente con la deriva continental porque los representantes australianos, tanto fósiles como recientes, muestran un parentesco más estrecho con los de Nueva Guinea que cualquiera de los dos con Norteamérica. El argumento



Figura 9-9 Coherencia entre cladogramas de área y la deriva continental
Los marsupiales australianos, tanto fósiles como recientes, muestran un parentesco más estrecho con los de Nueva Guinea que cualquiera de los dos con Norteamérica. Estas relaciones biogeográficas son además congruentes entre distintos taxa (peces, anfibios y aves), dando apoyo adicional a la explicación por vicarianza.

sostiene que como la historia geológica del planeta es una sola, las relaciones biogeográficas deducidas del estudio de los marsupiales deben ser congruentes con las de otros organismos relacionados. En efecto, la distribución de peces, tortugas, anfibios y aves (galliformes y ratites) demuestran la consistencia de los datos y refuerzan la hipótesis inicial de vicarianza *(Figura 9-9)*. Según la secuencia de eventos producidos por la tectónica de placas, la fauna de Sudamérica y de Australia mantiene mayor similitud que cualquiera de ellas con Laurasia (Whitfield, 2005).

Regiones o reinos biogeográficos

Las contribuciones biogeográficas de Alfred Russel Wallace, basadas en sus estudios del archipiélago malayo, permitieron diferenciar las grandes masas continentales en Regiones o Reinos biogeográficos: Holártico (Paleártico y Neártico), Etiópico, Oriental, Australiano, Neártico y Neotropical *(Figura 9-10)*.

Las regiones se definen por sus límites o sus zonas de transición, mayoritariamente faunísticas. El grado de contraste a cada lado de las mismas depende de la edad e historia de la barrera biótica limitante (Cox y Moore, 1980). Las barreras también cambian durante el tiempo. Por ejemplo, la separación marina que existía entre la zona Neártica y Neotropical desapareció luego del



Figura 9-10 Reinos biogeográficos
Las seis regiones biogeográficas según Alfred Russel Wallace. Para detalles ver texto.

levantamiento del Istmo de Panamá. Las barreras son prácticamente infranqueables, dependiendo del tipo de organismo que se estudie. Por lo tanto, el valor predictivo de los reinos biogeográficos es limitado, debido a que las regiones biogeográficas vegetales no coinciden con los de la fauna. No obstante, rescatan a grandes rasgos la historia biogeográfica del planeta.

Un ejemplo paradigmático de las diferencias faunísticas se encuentra en el archipiélago malayo, donde Wallace observó que los animales del reino Oriental se traslapan con los del reino Australiano, produciento una interdigitación faunística. Esta zona de tensión es llamada *Línea de Wallace.* Su límite biogeográfico es muy preciso y pasa entre las islas del archipiélago de las Sonda, Nueva Guinea y las Célebes, por un lado, y Java, Borneo y Filipinas, por otro *(Figura 9-1).* Otros autores han propuesto trayectorias diferentes para dicha línea, basados en ciertos taxa particulares de animales y vegetales.

De cualquier forma, el conjunto de islas que forman Indonesia constituye un gradiente biótico que, en el extremo continental, tiene representantes asiáticos como tigres, ciervos y búfalos, rinocerontes de Java, jabalíes, primates catarrinos (monos de cola no prensil) y murciélagos. En el extremo oceánico del gradiente hay marsupiales (canguros arbóreos, zarigueyas) y monotremas (equidnas). En cambio, la fauna de los arrecifes de coral es similar a la australiana. Esta compleja distribución de islas y achipiélagos se formó luego de la colisión de las placas tectónicas de Africa e India. Indonesia estuvo unida al continente por un puente terrestre que ligó Borneo y el sudeste de Asia durante el Terciario. Posteriormente, al subir el nivel del mar, se formaron islas con diversos grados de endemismo, ayudados por los intercambios bióticos entre ellas. Recientemente, el archipiélago de Indonesia ha captado la atención mundial debido al descubrimiento de un fósil homínido pigmeo, el *Homo floresiensis,* encontrado en la isla de Flores. Al oeste de Flores se encuentra la isla de Komodo, donde habita el saurópodo más grande del mundo.

La Región Neotropical se caracteriza zoogeográficamente por la existencia de armadillos, primates platirrinos (con cola prensil), roedores caviomorfos, peces bagres y plantas bromeliaceas. Respecto de las escasas relaciones biogeográficas entre la biota de Norteamérica y la de Sudamérica, recordemos que el Istmo de Panamá se formó hace aproximadamente seis millones de años y que, durante unos 70 Ma, Sudamérica evolucionó casi en total aislamiento. En cambio, Norteamérica mantuvo su conexión con Eurasia por mucho más tiempo, por lo que su afinidad biótica con el Viejo Mundo es mayor que con Sudamérica. Inicialmente, se supone que existían rutas interrumpidas *(stepping stones),* pero con cierta continuidad que permitía la invasión mutua entre las Américas.

La Región Australiana se separó de Antártica hace unos 90 Ma. Se carac-

teriza por sus endemismos de marsupiales y monotremas. Otros elementos faunísticos como murciélagos, roedores múridos y el dingo, aparecieron más tardíamente mediante dispersión aleatoria.

La Región Etiópica comparte mucha fauna (primates, roedores, canívoros, proboscídeos, etc.) con la Región Oriental. Pero también hay grupos endémicos como los Afrotherios (Chrysochloridae (topo dorado), Macroscelidae (musarañas elefante), Orycteropidae (oricteropos) y Procaviidae. Otros endemismos los conforman ciertos grupos de roedores muy particulares, como los Anomaluridae, Pedetidae y Bathyergidae.

En cuanto a la Región Paleártica, se observa poco endemismo, principalmente debido a las extinciones producidas por las glaciaciones del Cuaternario.

En síntesis, la subdivisión objetiva de la superficie terrestre en base a sus características bióticas, es imposible de lograr ya que los criterios ecológicos y taxonómicos no son coincidentes. Por lo tanto, no es equivocado decir que las unidades biogeográficas se distinguen más bien por sus diferencias que por sus similitudes. El grado de contraste entre las regiones a cada lado de los límites depende de la edad e historia de la barrera limitante. La barreras también cambian en el tiempo, como la separación marina que existía entre la zona Neártica y Neotropical, que desapareció luego del levantamiento del Istmo de Panamá (Lessios, 1998).

Filogeografía y teoría de coalescencia

Metodológicamente, la filogeografía equivale al punto de unión entre la macroevolución y la microevolución, debido a que la genética molecular juega un papel primordial en ambos niveles. En efecto, el análisis filogeográfico estudia los componentes históricos o filogenéticos de la distribución espacial de linajes génicos, a nivel de individuos, poblaciones y especies. La filogeografía permite, además, balancear conceptualmente las propuestas de vicarianza y dispersión, y demostrar que la distribución y la estructuración poblacional puede responder a cualquiera de ellas. La filogeografía también se enmarca dentro de la ecología molecular, centrándose en la aplicación y análisis de marcadores genéticos (proteínas o secuencias de ADN) para explorar hipótesis ecológicas en el contexto del neodarwinismo. Al enfatizar el componente histórico que explica la distribución espacial de los genes en la actualidad, el estudio analítico del ADN señala la cuantía y el modo en que la dinámica demográfica ha dejado su impronta en los genomas.

Como los marcadores genéticos se asocian a las genealogías, el surgimiento de la filogeografía viene entrelazado con el desarrollo de técnicas mole-

culares y el conocimiento de las propiedades del ADN mitocondrial (Avise y cols., 1987). Entre las características moleculares que hacen especial a este ADN, está su estructura circular covalentemente cerrada, su tamaño pequeño y una región *(d-loop)* que controla la replicación y transcripción en vertebrados y equinodermos. La alta tasa de sustitución (y polimorfismos) del ADN mitocondrial y su herencia estrictamente materna, agregan propiedades adicionales que lo diferencian del ADN genómico.

El análisis filogeográfico aplica los mismos algoritmos de la inferencia filogenética, de modo que se construyen árboles a partir de las secuencias haplotípicas usando métodos de distancia, parsimonia, máxima verosimilitud y, más recientemente, análisis de inferencia bayesiano. Así, la longitud de las ramas expresa la cuantía del cambio evolutivo (expresada en número de pasos mutacionales o número de sustituciones) en el filograma resultante. La pertinencia de los métodos depende del grado en que las unidades operacionales se ajusten a una historia de bifurcación de linajes y ausencia de flujo génico. Finalmente, para que los datos representen la geografía de los linajes, se requiere que los ancestros no estén representados dentro de la diversidad existente.

La importancia medular de la filogeografía es que constituye un punto de unión entre el tiempo (la verticalidad entre ancestros y descendientes) y el espacio (la distribución geográfica de los organismos). Sobre estos dos ejes se mapean las genealogías (Avise, 2000; Avise y cols., 1996). Los análisis filogeográficos han servido para determinar el lugar de origen y las vías de dispersión de especies consideradas plagas agrícolas, o de aquellas que han colonizado archipiélagos volcánicos. Tambien permite inferir las causas de la variación poblacional y su correlación con gradientes geográficos o ecológicos.

Teoría de coalescencia

La filogeografía corresponde a la distribución geográfica de los linajes genealógicos, con especial referencia a aquellos dentro y entre especies estrechamente relacionadas (Avise, 2000). La filogeografía usa la formulación estadística de la coalescencia (íntimamente asociada a la deriva génica), para inferir la historia de los alelos existentes en una muestra actual. A diferencia de la aproximación poblacional clásica, que permite extrapolar los datos iniciales hacia el futuro, la teoría de coalescencia considera el presente para inferir el pasado. Como se desprende de la *Figura 9-11,* la filogenia de genes y la demografía poblacional están íntimamente relacionadas. Por lo tanto, las variables demográficas son factores decisivos que gobiernan la profundidad, la forma y los patrones demográficos de los árboles (Avise, 2000). Asimismo, sabiendo que al retroceder en el tiempo los haplotipos de genes mitocondriales (o nu-

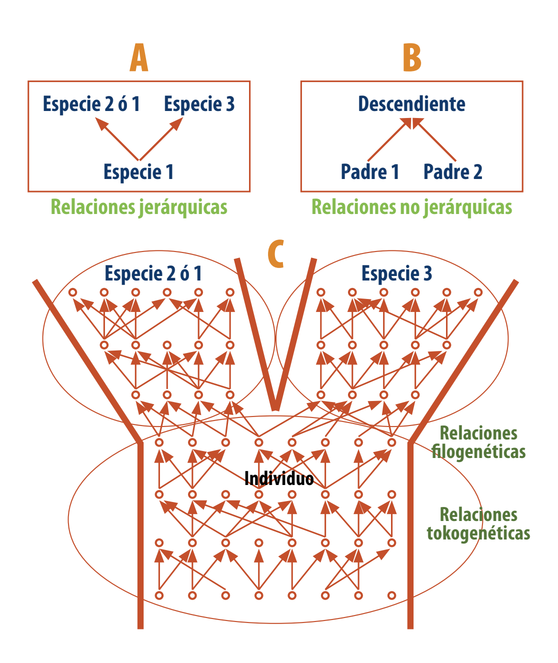


Figura 9-11 Relaciones filogenéticas vs tokogenéticas

A) El proceso filogenético es jerárquico porque la especie ancestral da origen a dos especies descendientes que han divergido evolutivamente en el tiempo. **B)** Las relaciones intrapoblacionales en organismos con reproducción sexual y las derivadas de alopoliploidización, son convergentes (no-jerárquicas) porque los padres combinan sus genes para producir descendientes. **C)** La formación de dos especies define una relación filogenética entre ellas, como lo ilustran las líneas gruesas. Pero las relaciones interindividuales (flechas) en la especie ancestral (1) y las descendientes (2 y 3), no son jerárquicas, sino que resultan de la reproducción sexual, del número reducido de mutaciones recientes y de la recombinación *(basada en Posada y Crandall, 2001).*

cleares) coalescen en un ancestro común, es intuitivamente fácil entender la homología entre las rutas o árboles coalescentes producidos por la herencia uniparental del ADN mitocondrial (Posada y Crandall, 2001).

Eventualmente, el análisis coalescente permite pesquisar todos los alelos derivados del ADN inicial, aunque el tiempo de coalescencia aumenta con el tamaño poblacional en una población hipotética compuesta de 2N genes *(Figura 9-12A).* Teóricamente, los patrones de haplotipos estrellados son consistentes con un escenario de expansión poblacional *(Fig 9-12B, derecha).*

La coalescencia afirma que es más probable que los descendientes inmediatos de dos mutaciones independientes permanezcan en la población original, y no que aparezcan en poblaciones distantes (a menos que existan altos niveles de flujo génico). Específicamente, la probabilidad de que un alelo representado $\mathbf{n_i}$ veces en una muestra de tamaño $\mathbf{n}$ sea el más antiguo de la

muestra, es $\mathbf{n_i/n}$. Por lo tanto, los haplotipos en alta frecuencia probablemente han estado presentes en la población por mucho más tiempo. Consecuentemente, la mayoría de los nuevos mutantes probablemente derivan de los haplotipos más comunes. Esto implica que las variantes haplotípicas raras representan mutaciones recientes, probablemente más relacionadas con los haplotipos comunes que con los raros.

La coalescencia describe el proceso genealógico de una muestra de genes selectivamente neutros. Por lo tanto, la historia demográfica de los genes permite inferir cuellos de botella pretéritos, antigua expansión del rango de distribución o fragmentación poblacional, que expliquen la distribución geográfica actual de los haplotipos. También permite inferir el tamaño de poblaciones ancestrales, la ubicación de áreas de refugio, las tasas aproximadas de divergencia y el nivel de migración y flujo génico. Sin embargo, como el modelo presume evolución neutra y ausencia de subdivisión poblacional, sus predicciones no son muy certeras en presencia de selección.

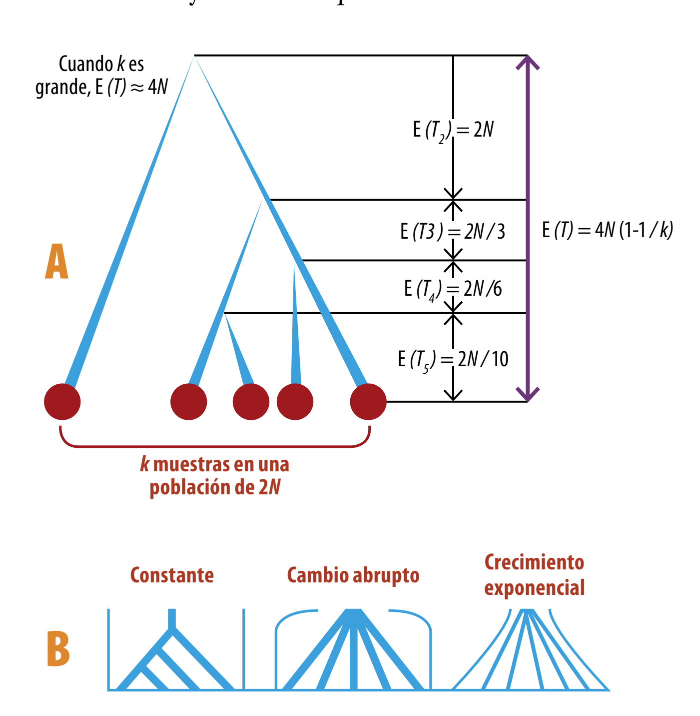


Figura 9-12 Patrones y diseños coalescentes

A) Representación de la Coalescencia en relación al tiempo pretérito. En promedio se requieren 4N generaciones para fijar un alelo originado por mutación. *T* = tiempo de coalescencia. **B)** Cambios en el tamaño poblacional. El árbol coalescente *estrellado* del medio indica tasas de crecimiento rápido y reciente.

En síntesis, la teoría de coalescencia estipula cinco predicciones explícitas:

1. Los alelos con mayor frecuencia son los más antiguos en las poblaciones y tienen mayor probabilidad de ser haplotipos internos en un filograma.

2. En promedio, los alelos más antiguos mostrarán una distribución geográfica más amplia.

3. Los haplotipos con mayor frecuencia tenderán a generar más conexiones mutacionales, especialmente con los haplotipos más recientes.

4. Es más probable que las mutaciones de un solo nucleótido (singletones) estén asociadas a los no-singletones que a otros singletones.

5. Es más probable que los singletones estén conectados a los haplotipos de la población en que aparecieron, que a los de otras poblaciones.

Ya hemos visto que las relaciones filogenéticas son intrínsecamente jerárquicas y reflejan la divergencia evolutiva a partir de un ancestro común *(Figura 9-11A)*. Pero no todas las relaciones existentes en la naturaleza son jerárquicas (Crandall y Templeton, 1993; Crandall, 1994; Huson y Bryant, 2006). Por ejemplo, las mitocondrias y los cloroplastos que en algún momento fueron organismos de vida libre, dieron origen a las células eucariontes por fusión de linajes o simbiogénesis (Margulis y Dolan, 2002). Análogamente, la hibridizacion interespecífica y consecuente introgresión génica propia de la alopoliploidización, involucra fusión genómica y convergencia de linajes. De este modo, su trayectoria evolutiva se manifiesta en reticulación *(Figura 9-11B)*. La evolución reticulada complica los análisis filogenéticos; sin embargo, tiene la ventaja de generar altos niveles de variabilidad y estimula la reorganización genómica (Bapteste y Brochier, 2004).

Tanto la reticulación como las relaciones tokogenéticas forman redes de interacciones dentro de una población *(Figura 9-11C)*. Estas asociaciones se analizan mediante el tratamiento matemático y estadístico formal de las genealogías intraespecíficas (Felsenstein, 1971; Posada y Crandall, 2001). Como las relaciones intraespecíficas no son independientes, los métodos filogenéticos basados en redes de haplotipos solucionan esas limitantes, permitiendo analizar e interpretar los datos coherentemente. Por ejemplo, las relaciones haplotípicas que originan bucles se deben a recombinación u homoplastía, de modo que indican reversión o paralelismo mutacional. Los métodos de distancia son útiles cuando se sospecha homoplastía, pues minimizan el número de mutaciones entre los haplotipos *(Figura 9-13)*.

En algunos casos, los estudios poblacionales requieren enraizamiento de la red de haplotipos y conocimiento de la edad relativa de los mismos. A veces, el enraizamiento se complica porque los grupos externos pueden estar separados por muchos pasos mutacionales o porque la variabilidad intrapoblacional es escasa. No obstante, es posible enraizar de acuerdo a un criterio de

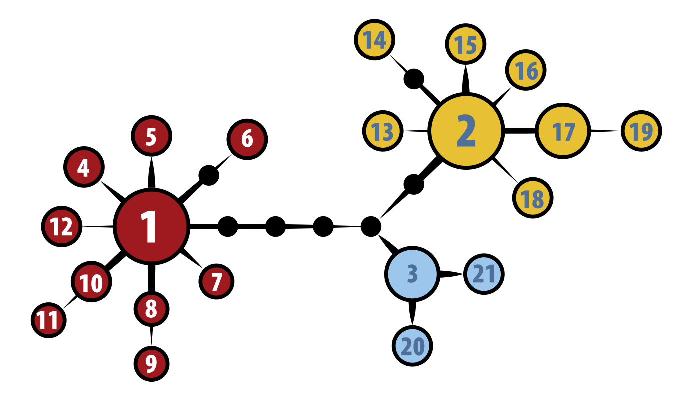


Figura 9-13 Red de haplotipos

Red hipotética de una secuencia de haplotipos de ADN y su distribución geográfica. Cada número representa un haplotipo diferente. El tamaño del círculo es proporcional al número de individuos con ese haplotipo particular. Los círculos sólidos negros representan haplotipos que no fueron muestreados o que se extinguieron. Las líneas que conectan los haplotipos indican diferencias mutacionales simples.

coalescencia análogo a la comparación que hace el cladismo para establecer el grupo externo. Dicho criterio establece que el haplotipo ancestral es el más frecuente. Pero también se puede enraizar usando el número de conexiones y la posición de los haplotipos en la red. La probabilidad de enraizamiento de la red, se establece por verosimilitud.

El estudio de las poblaciones ha dado un fuerte apoyo a la síntesis moderna, aunque los cambios en las frecuencias génicas no dan cuenta del proceso macroevolutivo. Por lo tanto, la evolución es mucho más que un sorteo de alelos.

Biogeografía de islas

Esta proposición fue desarrollada por MacArthur y Wilson (1967). Es un modelo simple que muestra cómo se alcanza el equilibrio de las especies en las islas. Su importancia radica en que no solo se aplica a situaciones insulares, puesto que un pastizal dentro de un gran bosque o un parche de vegetación densa en una llanura, también son islas.

Los factores que afectan la diversidad específica en las islas son la tasa de extinción, la tasa de invasión, el grado de aislamiento y la distancia desde el centro de diseminación de las especies. El equilibrio se logra cuando la tasa de extinción iguala a la tasa de invasión *(Figura 9-14)*. Además, a mayor aislamiento, menor es la tasa de invasión y, por lo tanto, la biodiversidad será menor en una isla más remota que en islas cercanas. Respecto de la distancia,

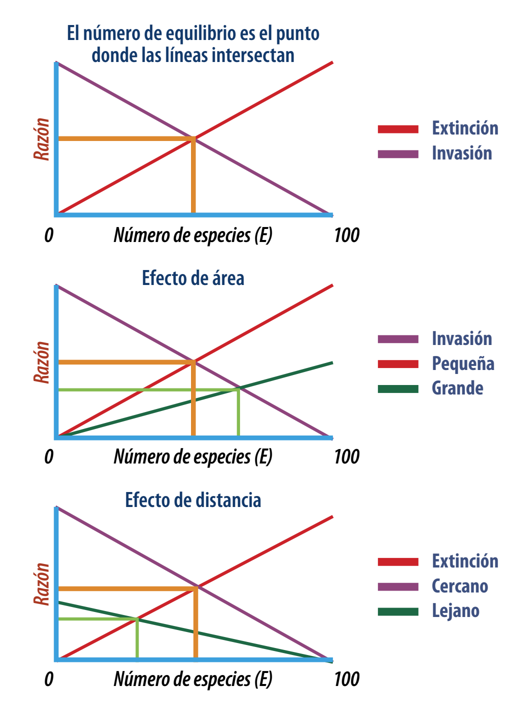


Figura 9-14 Representación gráfica de la biogeografía de islas
El equilibrio en el número de especies (E) corresponde al punto de intersección entre la tasa de invasión y la de extinción. El área de la isla y su distancia desde el continente también son factores que definen la diversidad local de especies *(basada en MacArthur y Wilson, 1967).*

cuanto más lejana esté una isla del punto de migración, menor será la biodiversidad que contenga.

El Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA)

Una vez que Pangea se disgregó, Sudamérica permaneció conectada al resto de Gondwana y Norteamérica durante el Mesozoico (220-160 Ma). Posteriormente se convirtió en un continente isla porque se mantuvo aislada de Norteamérica por unos 70 Ma. El intercambio faunístico entre Sudamérica y Norteamérica se inicia con el levantamiento del Istmo de Panamá, hace seis millones de años, pero su proceso se completa hace 2 a 3 Ma, con el ascenso del geosinclinal de Bolívar. Posteriormente, el archipiélago de Centroamérica se fusionó, eliminando la brecha que separaba Sudamérica de Norteamérica. La continuidad geográfica permitió el intercambio de mamíferos.

Durante la etapa de aislamiento, evolucionó en Sudamérica una fauna en-

démica de mamíferos terrestres muy peculiares. A comienzos del Cenozoico, esta fauna se componía de tres grupos principales: los marsupiales, los Xenarthra (del latín, articulaciones extrañas) y los Condilarthra. Entre los marsupiales abundaban los Didelphidae, de tipo zarigüeya y alimentación omnívora. Hasta el Cenozoico, los marsupiales constituían el único grupo de carnívoros predadores sudamericanos. Los borhyaenidos tenían aspecto de perro, mientras que los Thylacosmilidae tenían aspecto de tigres diente de sable (Simpson, 1980). Los marsupiales del Cretácico se distribuían entre Norteamérica, Sudamérica y Australia, pero su registro fósil no ayuda a establecer en qué dirección se produjo la expansión colonizadora. Respecto del origen simultáneo de marsupiales en Sudamérica y Australia, la hipótesis más probable para explicarlo es el intercambio a través de Antártica.

Los Xenarthra se diferenciaron en armadillos (Dasipodidae), perezosos (Bradipodidae) y osos hormigueros (Myrmecophagidae). Aunque su evolución ocurrió principalmente en Sudamérica, sus ancestros deben haberse originado en algún otro lugar todavía no precisado. Entre los armadillos destacan los Glyptodontes, animales acorazados, herbívoros, con una cola provista de púas que utilizaban para la defensa. En esa misma época, los perezosos radiaron hacia formas arbóreas pequeñas, mientras las formas terrestres medían aproximadamente dos a tres metros de altura. Durante el Pleistoceno, los armadillos se expandieron hacia Norteamérica y aun existen entre Arizona y Florida *(Figura 9-15)*.

Los Condylarthra eran ungulados herbívoros que se conocen por los depósitos del Cretácico de Sudamérica y Norteamérica. Durante el Cenozoico estos herbívoros evolucionaron en completo aislamiento, pero se supone que su origen era laurásico (Simpson, 1980). Entre estos grupos destaca el orden Nothoungulata y los litopternos, ancestros de los camélidos sudamericanos. En el Oligoceno, entre 26 y 34 Ma atrás, aparecen los peculiares roedores caviomorfos (cobayos, vizcachas, capibaras, maras, hutías, etc.) y los monos del nuevo mundo. El registro fósil sugiere que estos taxa se originaron fuera de Sudamérica y que habrían llegado hace unos 41 Ma (Eoceno tardío) mediante dispersión por balsas o colonización de islas intermedias (Wyss y cols., 1993; Antoine y cols., 2012). Su aparición en el registro fósil es súbita, no habiéndose encontrado hasta la fecha ningún posible ancestro entre los mamíferos nativos. El lugar de origen del ancestro de los roedores caviomorfos es controvertido, existiendo dos hipótesis en disputa. La primera establece que provienen de Norteamérica, mientras que la segunda sostiene que provienen de África. Las evidencias moleculares apoyan la monofilia del grupo y sugieren un solo evento de colonización (Nebdal y cols., 1996; Honeycutt y cols., 2003; Rowe y cols., 2010). Otros análisis sugieren un origen aparentemente asiático y una

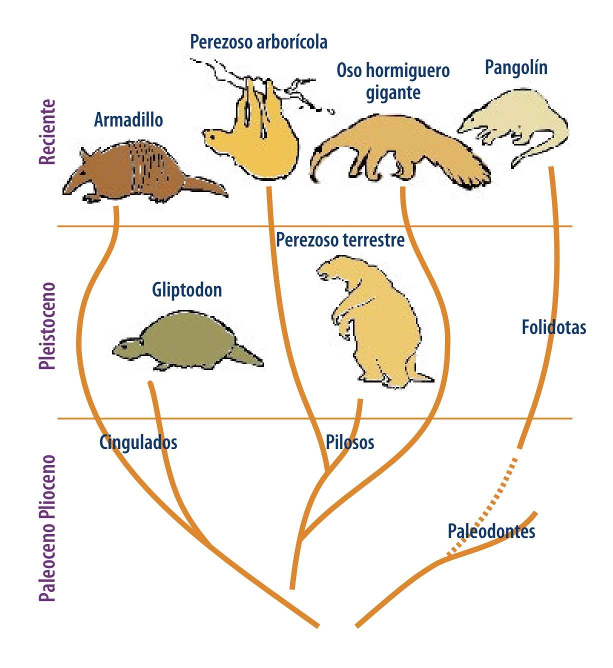


Figura 9-15 Esquema de la radiación de los Xenarthra
Relaciones de parentesco de distintos linajes de Xenarthra desde el Paleoceno. La línea punteada señala una conexión hipotética *(basada en Colbert, 1980).*

ruta de colonización a través de Australia y Antártica (Huchon y Douzery, 2001). Luego de esta invasión, se produjo una gran radiación adaptativa de formas que habitaban los bosques tropicales húmedos, en el Terciario temprano y medio. Estos colonizadores iniciales eran morfológicamente semejantes a las actuales ratas espinosas del norte de Sudamérica (Reig, 1986). Hace unos 10 Ma (Mioceno) se produce la llegada de los prociónidos (ositos lavadores) y los roedores sigmodontinos, por vías fortuitas y dispersión por *balsas.*

Durante el Mioceno temprano (hace 20 Ma), los cambios climáticos provocaron una retracción septentrional de los extensos bosques tropicales sudamericanos, debido al enfriamiento de las regiones más meridionales del continente (Pascual, 1984). En estos nuevos ambientes se produjo la radiación de un grupo muy peculiar de roedores caviomorfos, los octodóntidos (etimológicamente, molares en forma de ocho), mientras que los restantes (cávidos, echímidos, etc.) habrían quedado restringidos a la cuenca amazónica (Reig, 1986). En efecto, la mayoría de las evidencias paleontológicas sugieren que, durante el Eoceno-Oligoceno, predominaban extensos bosques húmedos de tipo tropical o subtropical en la mayor parte de Sudamérica. Estas extensas regiones boscosas se fueron restringiendo a lo que actualmente es la cuen-

ca amazónica, como consecuencia del levantamiento de la cordillera de los Andes y de los cambios climáticos vinculados con la variación global en los niveles del mar. Tal vez uno de los más importantes fue el que formó el denominado *mar amazónico* que, sin duda, contribuyó al aislamiento y posterior dispersión de la fauna sudamericana (Räsänen y cols., 1995). La aridización y enfriamiento de las regiones más australes de Sudamérica generaron una extensa compartamentalización de los habitats terrestres, propiciando la diversificación y radiación de los taxa que se adaptaron a estos nuevos ambientes.

Aunque inicialmente el número de familias de mamíferos aumentó notablemente cuando ambos continentes restablecieron contacto, hubo una gran asimetría en el éxito final de dichos taxa. Por ejemplo, solo 29 géneros de mamíferos sudamericanos (21%) lograron establecerse en Norteamérica, mientras 85 géneros (50% de los migrantes) norteamericanos pudieron establecerse en Sudamérica. La composición final de taxa en ambos continentes se estabilizó luego de las extinciones pleistocénicas. Solo tres especies de origen sudamericanos –la zarigüeya *(Didelphis virginiana),* el armadillo *(Dasypus novemcinctus)* y el puercoespín *(Erethizon dorsatum)*– han sobrevivido en el hemisferio norte hasta hoy día. Los migrantes sudamericanos (capibaras, tapires y camélidos) solo existen como fósiles en Norteamérica, aunque están ampliamente distribuidos en Sudamérica. Otros grupos sudamericanos como los gliptodontes, los marsupiales dientes de sable y los perezosos terrestres, llegaron a tener un gran predominio en América del Sur. No obstante, se extinguieron luego del intercambio faunístico.

Entre los variados grupos norteamericanos que cruzaron el Istmo de Panamá y se establecieron en Sudamérica, podemos destacar a los conejos, ardillas, jabalíes, cánidos, úrsidos, félidos, mustélidos, cérvidos, tapíridos y camélidos. Los mastodontes y caballos, que también habían llegado del norte, se extinguieron en Sudamérica. Pero también hubo algunas especies que no lograron cruzar el filtro centroamericano, como los roedores subterráneos (*Thomomys*), los bisontes y las cabras.

Al hacer una contabilización neta entre los taxa que emigraron y sobrevivieron en cada uno de los continentes, luego del intercambio, se aprecia una extinción significativamente mayor en la fauna sudamericana. Este desbalance es tal que aproximadamente la mitad de las especies sudamericanas vivientes se derivan de ancestros norteamericanos, mientras que solo un 10% de los mamíferos norteamericanos tienen origen sudamericano (Brown y Lomolino, 1998). Las causas de una mayor extinción faunística sudamericana se atribuían inicialmente a la mejor habilidad competitiva de los mamíferos del hemisferio norte. Este argumento supone que una biota aislada, sin competencia, no habría desarrollado estrategias adecuadas de sobrevivencia en

un ambiente competitivo. En el caso de los marsupiales, se argumentaba que su reproducción era ineficiente, comparada con un mamífero euterio. Por lo tanto, eran *competidores débiles* y se habrían convertido en los perdedores en esta *lucha por la existencia.* Otra interpretación alude a una mayor tasa de sobrevivencia y potencial de especiación de los migrantes del norte, mientras una tercera interpretación señala que la fauna norteamericana tenía mejor potencial de migración. No deja de llamar la atención que los marsupiales sigan prosperando en Sudamérica y no hayan sido desplazados. Aparentemente, la situación parece ser mucho más compleja, sobre todo considerando los cambios climáticos y orogénicos ocurridos en Sudamérica en ese mismo período.

Según Simpson (1980), los mamíferos que invadieron Sudamérica desde la región sur de Norteamérica estaban diversificados y especializados antes de iniciarse el intercambio. En cambio otros autores sostienen que la diversificación se produjo *in situ,* a partir de un *stock* ancestral. Evidentemente que el acomodo de estas hipótesis contrastantes depende del tiempo en que se presuma la emigración inicial. El hallazgo de nuevos fósiles será en definitiva el antecedente que permita discernir al respecto.

Eventos tectónicos, climáticos y bióticos asociados al Gran Intercambio Biótico Latinoamericano *(según Brown y Lomolino, 1998)*

220-160 Ma. Sudamérica está conectada al resto de Gondwana y Norteamérica. El origen, invasión y diversificación de las aves y mamíferos ocurre cruzando estas grandes masas continentales, aun unidas.

140-75 Ma. Sudamérica está aislada y su biota evoluciona sin contacto con la de otros continentes.

10-5 Ma. El archipiélago de Centroamérica sirve como un puente de islas transientes y rutas aleatorias. Se producían algunas migraciones eventuales entre la región Neártica y la Neotropical.

3,5 Ma. La emergencia del puente terrestre de América Central, por cierre del geosinclinal de Bolívar (Istmo de Panamá), permite el paso de ciertas formas terrestres. No obstante, constituye una barrera infranqueable para los organismos marinos.

2,0 Ma. Las glaciaciones producen disminución del nivel del mar y promueven la formación de extensas sabanas y biomas abiertos que generan corredores para el intercambio biótico. En ambos continentes se produce la diversificación de los taxa invasores y ulterior extinción, tanto de los invasores como de la fauna nativa.

Orogénesis de los Andes y GIBA

Los fósiles de Sudamérica comprenden roedores, marsupiales, ungulados y Xenarthra. Una serie de taxa vegetales como las Winteraceae, *Nothofagus, Gunnera* y *Araucaria,* llegaron a Sudamérica a través de la conexión gondwánica con la Antártica y Australia, que duró hasta el Eoceno tardío. El levantamiento de los Andes del norte y centro fueron parcialmente sincrónicos con los ajustes de las placas tectónicas. Las grandes montañas de la región se establecieron en el Oligoceno tardío y Mioceno temprano. Sin embargo, el punto álgido del levantamiento (2,5± 1 km) se estima al final del Mioceno tardío (Poulsen y cols., 2010). La reorganización de las placas culminó con el cierre del Istmo de Panamá durante el Pleistoceno (3,5 Ma) y dio pie a GIBA *(Figura 9-16).*

La visión tradicional del GIBA propiciaba el desarrollo de un corredor terrestre a través de la región panameña y un limitado intercambio biótico en

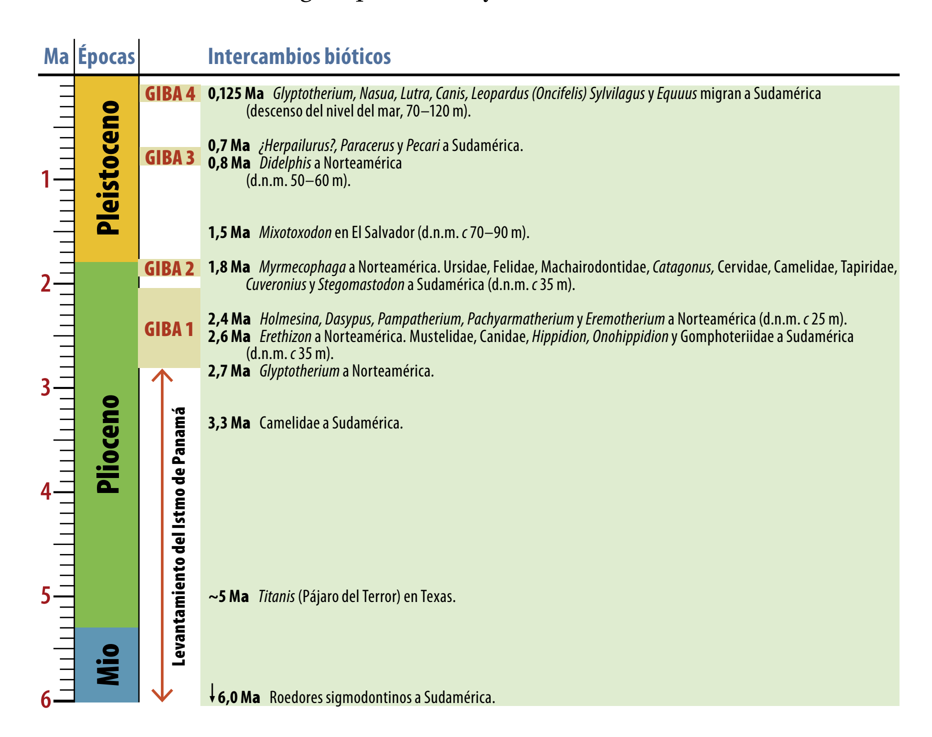


Figura 9-16 Cronología del Gran Intercambio Mastozoológico Americano (GIBA) desde el Mioceno Tardío hasta el Pleistoceno

Se indican las fechas (Ma), las épocas y los taxa que se intercambiaron, su registro fósil y el nivel del mar en distintos períodos *(basada en Woodburne, 2010).*

ambas direcciones, antes del desarrollo de un puente terrestre bien definido (Woodburne, 2010). Estos precursores se denominaron heraldos o saltadores de islas, indicando su forma de dispersión.

Las reconstrucciones geológicas y tectónicas indican que hace 16 Ma la región panameña estaba constituida por una serie de islas y que hace 12 Ma esta vía marina se cerró cuando el margen sur occidental de la placa caribeña colisionó con el continente sudamericano. Entre los 7 y 4 Ma atrás, los depósitos marinos entre Costa Rica y Colombia habrían sido de aguas someras. Posteriormente, la región emergió y dio origen al distrito panameño, cuyos suelos permitieron la extensión del rango de distribución de los mamíferos. Por ejemplo, los primeros perezosos llegaron a Norteamérica hace aproximadamente 9 Ma.

La primera dispersión hacia el sur la llevaron a cabo los carnívoros prociónidos, seguidos por los roedores sigmodontinos, hace unos 6 Ma. El próximo pulso de intercambio habría ocurrido entre 5 y 4,7 Ma atrás, cuando el Pájaro del Terror (*Titanis*) se establece en Texas, junto con algunos Xenarthra y milodóntidos. Desde hace 3,3 Ma, los camélidos norteamericanos están representados en Sudamérica por el género *Lama*.

La aparición del puercoespín (*Erethizon*) y su dispersión hacia Norteamérica habría ocurrido a los 2,6 Ma cuando también llegó a Norteamérica una diversidad de Xenarthra. Hace aproximadamente 1,8 Ma ocurre una gran dispersión faunística hacia Sudamérica y arriban variados taxa (Ursidae, Felidae, el tigre dientes de sable *Smilodon,* los pecaríes, camellos y cérvidos). Hace alrededor de 0,8 Ma, la comadreja marsupial del género *Didelphis* entra a Norteamérica casi coincidentemente con la dispersión del yaguarundí y del pecarí. Finalmente, hace alrededor de 125.000 años, una gran dispersión hacia Sudamérica incluye, entre otros, a los xenartras gliptodóntidos (con su característica cola armada con una cachiporra espinosa en el extremo), el coatí (*Nasua*), las nutrias (*Lutra*), cánidos, leopardos, conejos (género S*ilvilagus*) y los caballos (género *Equus*).

En síntesis, el GIBA corresponde a una serie de pulsos que reflejan el impacto de las condiciones glaciales en el hemisferio norte. En relación al clima, existe consenso en que fue el factor de iniciación y posteriormente el que permitió el desarrollo del GIBA. A partir de un clima glacial se desarrollaron condiciones tipo sabana en la región del Istmo de Panamá. Esa situación contrastaba con la presencia de bosques tropicales del Pleistoceno interglacial y presente, que constituyen la mayor barrera ecológica para una ruta terrestre. En efecto, el óptimo climático del Mioceno se produjo entre los 3,25 y los 3,05 Ma atrás y originó un aumento del nivel del mar por desglaciación. Asociado a lo anterior, el desarrollo incesante de planicies costeras contribuyó a la dis-

persión terrestre (Woodburne, 2010).

El GIBA hizo declinar el número de especies de mamíferos sudamericanos endémicos, durante el Plioceno y especialmente durante el Cuaternario. Pero a pesar de ello, la diversidad genérica total de Sudamérica se mantuvo estable y el número total de géneros experimentó una fuerte diversificación taxonómica derivada de los inmigrantes norteamericanos. Es digno de notar que la mayor concentración de fauna terrestre de mamíferos y anfibios se encuentra en el lado occidental de la Amazonía. La geoquímica del agua, junto con la composición de los sedimentos y la fertilidad de las planicies inundables, han sido artífices de la desproporcionada riqueza de nutrientes de los sistemas andinos, comparados con la relativa pobreza de los sistemas lacustres y acuáticos. La estacionalidad de las lluvias entre Ecuador y Bolivia no parece tener efecto sobre la mastofauna (y menos sobre la herpetofauna). Por ello, el origen de la biodiversidad de la Amazonia se considera multifactorial y no solo un producto secundario de las glaciaciones del Pleistoceno (Hoorn y cols., 2010).

Indicadores biogeográficos: *Nothofagus*

El género *Nothofagus* tiene un registro fósil de 80 Ma y es el icono vegetal cuyas relaciones gondwánicas nos retrotraen hasta el Cretácico. Tradicionalmente, su distribución vicariante se ha relacionado directamente con la disgregación de Gondwana debido a que sus semillas se consideran inadecuadas para dispersión marina a gran distancia. No obstante, la información molecular basada en relojes moleculares relajados señalan que aunque alguna distribución transoceánica es consistente con la vicarianza, las distribuciones a través del mar de Tasmania solamente pueden explicarse por dispersión a gran distancia (Knapp y cols., 2005). Respecto de la secuencia de eventos durante la disgregación de Gondwana, la hipótesis más parsimoniosa sugiere que los *Nothofagus* australianos están más relacionados con los sudamericanos. Efectivamente, los datos indican tal asociación ya que Sudamérica y Australia estuvieron conectados a través de la Antártica hasta hace aproximadamente 35 Ma. Contrastando con lo anterior, la separación entre Australia y Nueva Zelandia se supone en 80 Ma. Así, y en ausencia de registro fósil, ha sido necesario suponer la extinción de ciertas especies australianas y algunas sudamericanas estrechamente emparentadas para explicar la estrecha relación de los *Nothofagus* entre ambos continentes (Knapp y cols., 2005).

A nivel genérico, la distribución vegetal sudamericana es más atribuible a dispersión a gran escala que cuando se analiza por familias o especies. En efecto, existen 110 géneros cuyas especies se encuentran a ambos lados del Atlántico tropical. El análisis molecular de estos taxa permitió inferir su

dispersión mediante corrientes marinas entre África y Sudamérica (Renner, 2004). Considerando su velocidad, las corrientes ecuatorianas pueden haber transportado grandes objetos flotantes, a través del Atlántico, en menos de dos semanas. Supuestamente, ese lapso fue más breve a comienzos del Terciario, cuando el Atlántico era más angosto. Al ligar estos hallazgos con el arribo de roedores y monos a Sudamérica mediante islas/balsas flotantes, puede suponerse que también llegaron de ese modo semillas, insectos y otros invertebrados (Renner, 2004)

El origen vicariante de los reptiles de Madagascar apoya su distribución a través de un puente terrestre con la Antártica, en el Cretácico tardío (Noonan y Chippindale, 2006). La separación de África en relación a Madagascar/India se estima en 165 Ma, mientras que la de África con Sudamérica se estima en 100-120 Ma. La relación entre los taxa de Sudamérica e India se sustenta por los dinosaurios, mientras que la de Madagascar con Sudamérica se basa en la distribución de cocodrilos, dinosaurios y mamíferos fósiles. Las aves ratites son el único grupo existente donde los datos moleculares y los métodos sistemáticos sugieren un puente sureño terrestre. El origen vicariante de los taxa malgache/indios (serpientes, tortugas e iguánidos), tiene apoyo en datos moleculares, coincidentes con la sumersión del puente terrestre, en el Cretácico tardío (Noonan y Chippindale, 2006).

La Amazonía través del tiempo

El bosque amazónico es sin duda el ecosistema terrestre más rico en especies, aunque el tiempo y las causas evolutivas de esta diversidad todavía son materia de debate. Inicialmente, los refugios pleistocénicos eran considerados responsables de la diversidad amazónica, pero este escenario se modificó por otro centrado en la orogénesis de los Andes. Este levantamiento afectó el clima regional y cambió el paisaje debido a la reconfiguración de los patrones de drenaje pluvial. Con ello se creó un enorme flujo de sedimentos hacia las zonas bajas y sobre este sustrato andino se desarrolló el mosaico edáfico, extremadamente rico en especies, que conocemos hoy día.

La geografía actual y composición biótica de la Amazonía se formó en el Neogeno (20 Ma antes del Pleistoceno) y está fuertemente asociada al tectonismo y al clima, tanto terrestre como marino (Hoorn y cols., 2010). Luego de la separación continental, hace 135 Ma, el ensanchamiento del Atlántico dio origen al cratón amazónico y, más tarde, al levantamiento de los Andes. La división continental de las aguas en principio se situaba al este del Amazonas, para posteriormente migrar hacia el oeste, originando el flujo precursor del río Amazonas moderno. A lo largo del altiplano andino oriental, el levanta-

miento orográfico incidió en la formación de células convectivas que producen abundante pluviosidad, bloquean los flujos atmosféricos de la zona e intensifican los flujos bajos y el transporte del vapor de agua (Poulsen y cols., 2010).

Mares interiores, Pebas y la biota sudamericana

Hace unos 3,5 Ma se formó en el oeste del Amazonas una gran planicie inundada, con lagos someros y pantanos. Estos ambientes acuáticos constituyeron el sistema lacustre *Pebas,* donde proliferaba una fauna de moluscos y artrópodos endémicos. Pebas se parecía al actual pantanal del sur amazónico y, durante el Oligoceno, se conectaba con áreas marinas tropicales pero sin conexión directa con la depresión sureña del Paraná. Durante el Mioceno temprano a tardío, la región permaneció prácticamente sumergida y se transformó en un mosaico de lagos, humedales y cinturones ribereños inundables. Mientras tanto, la región experimentaba clima tropical húmedo con influencia monzónica.

Durante el Mioceno tardío, hace unos ocho o nueve millones de años, ocurrió una drástica reorganización del paisaje y aparecieron ambientes fluviales, exacerbados por el levantamiento de los Andes. Esta orogénesis fue decisiva para establecer el curso oriental del actual río Amazonas (Hoorn, 1994; Wesselingh, 2006; Wesselingh y cols., 2001). En efecto, el Amazonas se inició como un río transcontinental entre los 11,8 y los 11,3 Ma atrás, alcanzando su forma y tamaño actual durante el Plioceno tardío (Figueiredo y cols., 2009). Durante su existencia (entre los 23 y los 8 Ma atrás), Pebas constituyó una enorme barrera para el intercambio de la biota terrestre que emergió de las zonas andinas tropicales y del cratón Guyana. Las hutías y otros roedores caviomorfos tienen distribuciones y relaciones filogenéticas paradójicas, que se explican por la barrera acuática que separaba los clados orientales de los occidentales. Simultáneamente, Pebas fue una interfase para la evolución y establecimiento de la biota marina en los biotopos de agua dulce y para sustentar la alta diversidad terrestre de la Amazonía (Wesselingh y Salo, 2006). Al final del Mioceno medio se reanudó la orogénesis andina que coincidió con una caída del nivel del mar y el enfriamiento climático. Para entonces, los sedimentos andinos podían alcanzar la costa atlántica a través del río Amazonas, cuya forma actual se estableció aproximadamente hace siete millones de años. En ese tiempo también se produjeron grandes migraciones, pues la Amazonía y los nuevos hábitats montanos de los Andes fueron colonizados por taxa de origen norteamericano.

El origen de la alta diversidad de los bosques lluviosos y de los valles amazónicos ha intrigado por más de 150 años. El escaso estudio se ha debido en

parte a la limitada accesibilidad y falta de información geológica del Neogeno. Según lo muestra la sedimentología e ictiofauna persistente durante el fanerozoico, la formación Pebas constituyó un gran sistema lacustre de larga data en la Amazonía occidental (Hoorn, 1994). Sus pantanos y deltas abiertos a introgresión marina, por el norte, se originaron a través de las depresiones de los llanos. Como consecuencia, se formaron cauces con distinto grado de salinidad y conexión hacia la cuenca marina caribeña (Wesselingh y cols., 2001).

Los depósitos fosilizados encontrados en Perú son mayoritariamente del Mioceno medio y muestran la influencia de llanuras inundables de este sistema fluvio-lacustre que afloró en la Amazonía peruana y colombiana. Su fauna se compone aproximadamente de 158 especies de moluscos, con un amplio rango de curiosidades morfológicas y alta representatividad endémica. La escasez de otra fauna marina sugiere que el sistema se encontraba a nivel del mar y que experimentaba ocasionalmente incursiones marinas de agua salobre, representada por crustáceos ostrácodos. Este sistema formó un continuo, primero con el sistema fluvial Chambira y luego con el sistema amazónico moderno (Wesselingh, 2006). Durante el Eoceno tardío las depresiones al oeste de Iquitos, en Perú, formaron ensenadas marinas someras.

Origen de las gallinas en Sudamérica

Dos preguntas muy debatidas con respecto al origen de las gallinas (*Gallus gallus*) en Sudamérica son: **1)** si hubo una introducción pre-colombina, y **2)** si se puede determinar el contacto polinésico con Sudamérica en base a evidencias arqueológicas incontrovertibles. Usualmente se ha pensado que la introducción de las gallinas fue producto de la invasión portuguesa o española, alrededor del año 1500 d.C. No obstante, cuando Pizarro llegó a Perú (1532) habría visto que las gallinas estaban integradas a la dieta y la economía incaica. *Ergo,* las gallinas habrían sido introducidas a Sudamérica por otra vía. El hallazgo de restos fósiles de huesos de gallina en la península de Arauco, en el sur de Chile, permitió extraer ADN antiguo. Su análisis y comparación con ADN mitocondrial de sitios arqueológicos de la Polinesia, señala que la introducción habría sido a partir de un *stock* polinésico datado por radiocarbono en 600-800 años a.C. (Storey y cols., 2007). Estos hallazgos hacen suponer que las expansiones marítimas polinésicas alcanzaron la parte suroccidental de Sudamérica y que las gallinas llegaron con ellos, debido a la escasa capacidad de desplazamiento de estas. Sin embargo, no existen datos arqueológicos que corroboren esta hipótesis.

Un estudio posterior, usando bases de datos mitocondriales de gallinas actuales, como las Colloncas (con rabo de aspecto de perdiz), Araucanas (que

ponen huevos verde-celestes) y de la Pasión (pequeñas, como las Bantam), señaló que sus secuencias son cercanas a los haplotipos distribuidos predominantemente entre las variedades europeas e indias. Como las paleo-secuencias del Arenal también se agruparon dentro del amplio haplogrupo europeo/indio, se ha concluido que la información mitocondrial no apoya la introducción polinésica de las gallinas (Góngora y cols., 2008). Por lo tanto, el origen de las gallinas en Sudamérica sigue sin comprenderse.

Origen de los roedores en Sudamérica

El largo aislamiento de Sudamérica durante la mayor parte del Cenozoico produjo una fauna de vertebrados terrestres muy peculiares. Entre ellos, los primates platirrinos y los roedores caviomorfos son inmigrantes del Cenozoico medio (Gallardo y cols., 2007). Pero la falta de datos incontrovertibles ha dejado el tiempo de arribo de estos grupos en una nebulosa. Últimamente, la aparición de los restos fósiles más antiguos de caviomorfos (41 Ma), encontrados en Perú, ha modificado la escena. Tal es así que la hipótesis del arribo eocénico/oligocénico asociado a un enfriamiento global y episodios de sequía, hace aproximadamente 34 Ma, ha perdido vigencia. Actualmente se considera que la radiación inicial de los caviomorfos hacia Sudamérica probablemente ocurrió cerca del óptimo climático (cuando las condiciones eran más cálidas y húmedas), en el Eoceno medio. Esta nueva datación no afecta los análisis filogenéticos que reafirman el origen africano de los caviomorfos sudamericanos y además apoyan su dispersión transatlántica durante el Eoceno medio. Consecuentemente, la ventana temporal de aparición de roedores y primates en Sudamérica se extiende en aproximadamente unos 15 Ma más (Antoine y cols., 2012).

Origen y evolución de los marsupiales

La radiación de los marsupiales ha generado un grupo australásico y otro sudamericano, cuyo ancestro común se estima que existió hace aproximadamente 130 Ma. Pero las relaciones entre algunos grupos son confusas, especialmente entre el orden Microbiotheria (sudamericano) y los marsupiales australásicos. Los microbiotheridos están compuestos por un único representante viviente, *Dromiciops gliroides* (monito de monte) que vive en el sur de Chile y Argentina (Gallardo y Patterson, 1987; Suárez y cols., 2016). Sus relaciones filogenético-moleculares (basadas en ADNmt) y morfológicas los sitúan más cerca de la radiación australásica que de la sudamericana (Himes y cols., 2008). Usando retroposones como marcadores moleculares de inserción

porque prácticamente no exhiben homoplastía, se han discernido claramente cuatro órdenes australásicos monofiléticos (Notoryctemorphia, Dasiuromorphia, Peramelemorphia y Diprodontia) cuyo clado hermano más cercano es Microbiotheria. Consecuentemente, se ha propuesto el nombre Euaustralidelphia para este conjunto. Las zarigüeyas sudamericanas (Didelphimorphia) constituyen la primera rama del árbol de los marsupiales, señalando la antigüedad de su origen. El contexto biogeográfico de los retroposones indica que habría existido una sola migración gondwánica de marsupiales desde Sudamérica hacia Australia (Nilsson y cols., 2010).

Glaciaciones

En el Terciario se inició una etapa de enfriamiento del clima mundial, que continuó hasta el Cuaternario, hace aproximadamente dos millones de años. Muchos de los valles que estuvieron ocupados por hielos muestran evidencias geomorfológicas de las glaciaciones. Sus perfiles redondeados y suaves atestiguan la fuerza abrasiva del hielo en desplazamiento (Cook y Moore, 1980). Durante varias etapas del Pleistoceno los casquetes de hielo cubrían Canadá, parte de los Estados Unidos, norte de Europa y Asia. Adicionalmente, había centros de glaciación en los Alpes, Himalaya, Andes y Nueva Zelandia.

Los depósitos glaciares se pueden dividir en capas que indican fluctuaciones climáticas. Se conocen cinco o más períodos de glaciación que han ocurrido en los últimos 100.000 años, interrumpidos por períodos de interglaciación. Con la expansión del hielo hacia las latitudes extremas, el diseño global de la vegetación sufrió modificaciones drásticas. Muchas áreas ocupadas por bosques templados deciduos estaban completamente glaciadas o mantenían vegetación de tundra. Durante los períodos de interglaciación, la vegetación volvía a invadir los lugares libres de hielo, generándose ciclos de expansión y retracción del rango distribucional de plantas y animales. En zonas de menor latitud o regiones que ahora están ocupadas por desiertos, las oscilaciones climáticas del Pleistoceno también provocaron cambios estacionales drásticos. En otras regiones se produjo aumento de pluviosidad, de modo que las condiciones ambientales permitieron el desplazamiento de especies arbóreas, según cómo se vieron afectadas esas zonas.

Patagonia, glaciaciones cíclicas y desplazamientos bióticos

La evidencia geológica indica que antes de finalizar el Plioceno, una gran depresión se extendía por el noroeste de Argentina (Pascual y Jaureguizar, 1990).

Las oscilaciones climáticas y el levantamiento orográfico de las cadenas pre-andinas dieron origen a grandes salinas en el área. A partir del Mioceno tardío el enfriamiento global dio paso a una aridez creciente y a marcados ciclos climáticos que se mantienen hasta el Plioceno tardío (Markgraff y cols., 1995). A medida que la aridez se extendió hacia las pampas orientales de Argentina, se fue facilitando la evolución de vegetación halofítica (Mares, 1985). Los patrones eólicos incidieron en la formación de lagunas salobres y dunas en el centro de Argentina y la costa atlántica (Rabassa y cols., 2005). Como consecuencia de ello, los roedores caviomorfos endémicos evolucionaron para explotar estos hábitats abiertos, recientemente formados. Nótese que la radiación adaptativa de la familia Octodontidae está conectada directamente con la orogénesis de los Andes y los ambientes que se formaron a partir de ella (Gallardo y cols., 2007). Así, mientras se formaron bosques húmedos y matorrales a lo largo de la vertiente occidental de los Andes sudamericanos del sur, los géneros *Aconaemys, Octodon* y *Spalacopus* se diversificaron en especies fosoriales, cavadoras y subterráneas, respectivamente A su vez, el aumento de la aridez en la vertiente oriental incidió en la formación de dunas y salinas que fueron colonizadas por los géneros especialistas del desierto, con aspecto de rata canguro (*Octomys, Pipanacoctomys, Salinoctomys* y *Tympanoctomys:* Gallardo y cols., 2013).

Las glaciaciones han modificado pasivamente la distribución de los organismos. La compleja fisiografía de las zonas glaciadas, compuesta de montañas y valles, dejó muchos bolsones protegidos del hielo. Estos lugares se convirtieron en refugios bióticos que, más tarde, al retirarse los hielos, se convirtieron en centros de dispersión. El alerce *(Fitzroya cupressoides)* ejemplifica un caso de dispersión desde refugios pleistocénicos. La hipótesis de refugios es la explicación prevalente para los patrones distribucionales y las áreas de endemismo de los organismos en los bosques tropicales (Patton y cols., 1994, 1997; Moritz y cols., 2000). Por un lado, la formación de parches bióticos separados por barreras genera aislamiento geográfico. Por otro, el tamaño poblacional reducido de los organismos en el refugio aumenta la endogamia, mientras simultáneamente la deriva génica impulsa la diferenciación interpoblacional. Al reestablecerse el contacto entre zonas aisladas, el resultado neto puede ser la formación de cinturones híbridos cuya extensión dependerá del tiempo de aislamiento, de la biología de la especie y de la fisiografía del área.

La retracción glacial durante el Pleistoceno del hemisferio norte se considera como un factor causal de la uniformidad genética del roedor *Peromyscus maniculatus* (Schnell y Selander, 1981). La erosión genética involucra pérdida de variabilidad originada por la disminución de los tamaños poblacionales durante la glaciación. La expansión posterior involucra dispersantes de esca-

sa diversidad genética debida al cuello de botella. En síntesis, la hipótesis de los refugios propone que los taxa ancestrales de amplia distribución quedaron aislados en lugares protegidos durante algunos períodos glaciales. Este aislamiento habría generado excelentes oportunidades para especiar alopátricamente (Mayr y O´Hara, 1986). Al igual que las fluctuaciones climáticas cíclicas conocidas como *Corriente del Niño (ENSO),* el factor percutante de los periodos glaciales es poco comprendido.

Entre las hipótesis que se basan en fenómenos terrestres, se han sugerido erupciones volcánicas masivas, debido a la correlación que existe entre esa actividad y el avance de los hielos de Nueva Zelandia, Japón y Sudamérica. Otras causas de glaciación se asocian a fuerzas exoplanetarias, como los disturbios provocados por las manchas solares. Una de las proposiciones más convincentes se fundamenta en los ciclos de Milankovitch, que marcan variaciones en la energía solar que llega a la tierra, debido a su órbita elíptica. La elipse cambia lentamente de posición en el espacio, así como el ángulo del eje terráqueo orbita igual que la parte superior de un trompo girando. Estos ciclos guardan estrecha relación entre los períodos de glaciación y los momentos en que la tierra recibió menos radiación solar. Estas oscilaciones climáticas habrían provocado cuellos de botella demográficos, gatillando fenómenos complejos y poco comprendidos, como el origen de la poliploidía en vegetales (Dynesius y Jansson, 2000). Recientemente, se ha propuesto que los cambios climáticos globales están basados en el grado de entropía del planeta. La teorización que sustenta esta formulación señala que el clima habría maximizado la producción de entropía y creado las condiciones climáticas en forma proporcional a la cantidad de energía disponible entonces. Sin embargo, no existe una idea clara o una justificación de por qué esto habría sido necesariamente así. Tampoco se sabe qué factores desencadenaron la crisis termodinámica que habría iniciado las glaciaciones.

Alteraciones climáticas y bióticas en el extremo austral del Cono Sur

Los cambios climáticos durante el Cenozoico culminaron con múltiples glaciaciones en la parte sur de Sudamérica (Rabassa y Clapperton, 1990; Coronato y cols., 2004). El registro palinológico de las chenopodiáceas, amarantas, gramíneas y compuestas, indica intervalos cálidos y secos, mientras que el polen de *Gunnera,* umbelíferas y helechos, sugiere un clima caracterizado por densas precipitaciones durante las oscilaciones glaciales-interglaciales (Heuser, 1983; Hewitt, 2000). De estas oscilaciones se deriva el avance/retroceso de los bosques templados de *Nothofagus*, típicos de la pluviselva valdiviana.

Los bosques relictos de la región desértica del norte de Chile (Fray Jorge y Talinay) son un claro ejemplo del desplazamiento de la pluviselva sureña hacia el norte (Villagrán e Hinojosa, 1997). Efectivamente, durante el Pleistoceno se produjeron grandes eventos de glaciación que afectaron al extremo austral. Las variaciones climáticas también explican la expansión de la vegetación patagónica (Tremetberger y cols., 2009) y la colonización de la conífera *Araucaria araucana*, a partir de refugios glaciales (Premoli y cols., 2000). Los estudios palinológicos indican que el clima del sur de Chile era definitivamente más frío y seco, permitiendo desplazamientos pasivos de la flora desde la pluviselva valdiviana (40ºS) hasta 30ºS; es decir, más de 1.000 km (Paskoff, 1977). Al finalizar el período glacial, la vegetación habría recolonizado nuevamente el sur. A raíz de este retroceso distribucional quedaron remanentes de bosques templados en la zona norte. Especies arbóreas como el olivillo (*Aextoxicon punctatum*), robles *(Nothofagus spp.)* y helecho palmilla (*Lophosoria quadripinnata*), dan una apariencia de irrealidad al paisaje árido en que se encuentran. La persistencia de estas especies higrófilas es posible gracias a la neblina que cubre los cerros y condensa suficiente agua para mantener un microclima que puede actuar como refugio durante un ciclo de enfriamiento.

Los cambios climáticos del Cenozoico culminaron con múltiples ciclos de glaciación en la Patagonia. Durante estos ciclos aumentó la continentalidad del clima (temperaturas más extremas y disminución de las precipitaciones). Cuando el clima era más cálido y húmedo, la flora y fauna brasileña avanzaban hacia el sur, desplazando a la biota pampeana de Argentina. Al contrario, cuando las condiciones eran más frías, se producía el efecto contrario. El efecto de los vientos contribuyó enormemente a la formación de grandes lagos salados, depresiones y dunas en el norte de la Patagonia y Buenos Aires (Coronato y cols., 2004; Rabassa y cols., 2005). La distribución en parche y el grado extremo de variación haplotípica intra e interpoblacional, observada en la rata desertícola *Tympanoctomys barrerae,* es consistente con las alteraciones de su rango distribucional durante las glaciaciones. Las instancias de polifilia haplotípica entre las poblaciones tienen estrecho correlato con la expansión/retracción poblacional por los ciclos de glaciaciones y el contacto secundario de poblaciones otrora disjuntas.

La vegetación respondió rápidamente a la periodicidad climática y en cerca de 1.500 años la biota de los páramos fue reemplazada totalmente por bosques lluviosos (Ashworth y Hoganson, 1993). Consecuentemente, los bosques de *Nothofagus* reemplazaron a la vegetación esteparia en menos de 100 años (Markgraf y cols., 1995). Así, cuando el clima era más lluvioso y cálido, la fauna amazónica avanzaba hacia el sur, sobre las pampas argentinas. Alternativamente, los mamíferos patagónicos (camélidos, équidos, armadillos, pe-

rezosos gigantes y roedores) realizaban la irrupción opuesta cuando el clima era más seco y frío (Rabassa y Clapperton, 1990). Con todo, los ciclos de glaciación indujeron recambio florístico, diversificación ecomorfológica y reemplazos taxonómicos. Pero también se dio un consecuente rastreo de hábitats, alteración de los patrones de colonización, subdivisión de la distribución y extinciones locales de los mamíferos herbívoros (Tonni y cols., 1999; Pardiñas, 2001, 2004; Bofarull y cols., 2008).

Los efectos generales de estas oscilaciones dejaron hondas huellas genéticas en la fauna patagónica. Por ejemplo, en los cangrejos de agua dulce del género *Aegla*, se aprecia una estructura filogenética profunda que concuerda con las oscilaciones paleoclimáticas (Xu y cols., 2009). Del mismo modo, repetidos eventos fundadores y subsecuentes amalgamamientos poblacionales han dejado claras trazas de heterogeneidad en la estructura genética y filogeográfica de los peces de agua dulce (*Percichtys* y *Galaxias;* Ruzzante y cols., 2006; Zemlack, 2008). Estas huellas genéticas también se aprecian en las lagartijas del género *Liolaemu*s (Ávila y cols., 2006; Victoriano y cols., 2008) y en *Dromiciops gliroides,* único representante viviente de los marsupiales microbiotéridos (Himes y cols., 2008). El estudio de la estructura genético-poblacional de esta última especie sugiere flujo génico reciente a través de los Andes del Sur y entre el continente y la Isla de Chiloé (Chile); las diferencias en su historia demográfica mitocondrial reflejan fluctuaciones históricas y desplazamiento hacia el sur, asociadas a la retracción de los glaciares en Sudamérica (Himes y cols., 2008). Un patrón genético algo similar también se ha observado a ambos lados de los Andes en el roedor reservorio del hantavirus, *Oligoryzomys longicaudatus* (González-Ittig y cols., 2010).

Al parecer, las relaciones entre la distribución y el clima son causales, como lo señalan las fluctuaciones demográficas (y los parámetros genéticos coherentes) durante las glaciaciones. El cordón andino ha sido un factor de cambios climáticos que pone a la geomorfología como un filtro vigoroso a la dispersión biológica en Sudamérica. Los Andes constituyen una barrera a la libre circulación de los vientos marinos provenientes del oeste *(westerlies),* que ha incidido en formar el desierto de Atacama, el más árido del mundo. La selva es también una barrera infranqueable para los animales de pradera. La incidencia del clima en los patrones de colonización-extinción durante el GIBA también es indiscutible.

Poblamiento humano de América

Existe consenso (aunque ello no es sinónimo de verdad) que los humanos modernos llegaron a América desde el noreste de Asia. Su arribo habría acaecido

en el Pleistoceno tardío, luego de cruzar el estrecho de Bering hace 15.000 a 18.000 años (Bodner y cols., 2012; Roewer y cols., 2013). Estos primeros inmigrantes –llamados *gente de Clovis* (Clovis, Nuevo México, USA)– dejaron herramientas únicas de piedra que señalan su paso hace unos 13.000 años. Sin embargo, todavía se debate el tiempo de entrada y el número de oleadas migratorias que habrían acontecido en el pasado (Dillehay, 2009; Gonçalves y cols., 2013).

Existen tres hipótesis principales para el poblamiento precolombino de América. La primera, o *de dos componentes,* se basa en estudios morfológicos del cráneo de indígenas norteamericanos actuales y antiguos. El resultado ha permitido identificar una forma paleoamericana generalizada, con rasgos dolicocéfalos, y un segundo tipo más especializado, braquicéfalo, de morfología mongoloide. Por lo tanto, sus propulsores sostienen que hubo dos pulsos poblacionales diferentes que entraron a América. Contrastando con lo anterior, los *datos moleculares* obtenidos de poblaciones actuales han dado pie al modelo de una sola oleada migratoria. Un estudio morfométrico multivariado propone que los tipos de cráneo (paleoamericano y mongoloide) no corresponden a dos pulsos migratorios sino a los extremos de un gradiente de variación continua, separados subjetivamente. Un tercer modelo conocido como *de flujo génico recurrente* sostiene que puede integrar los datos moleculares con los morfológicos y dar cuenta de la historia más adecuadamente que los dos modelos anteriores (Gonçalves y cols., 2013).

Huellas genéticas humanas

Los estudios genéticos de indígenas norteamericanos, mediante muestras de ADN moderno y antiguo, han identificado cuatro haplogrupos (A, B, C, D), compartidos con los habitantes de las montañas Altai, al sur de Siberia. Este resultado sugiere fuertemente que los primeros paleoamericanos provenían del este asiático. Pero también indica que el tiempo propuesto para el escenario de Clovis estaría errado, debido a la glaciación que afectaba a los valles tanto de Asia como de Canadá en ese tiempo. De hecho, el clima más templado comienza hace 19.000 años, creando gradualmente dos posibles rutas hacia el sur: una costera y otra por el interior continental (Pringle, 2011).

La reconstrucción histórico-poblacional de los primeros americanos mediante microarreglos de polimorfismo de un solo nucleótido es un estudio muy completo, pues considera poblaciones desde Canadá al sur de Chile. Los resultados filogenéticos muestran una primera división cladogénica que separa a los asiáticos de los americanos antiguos y de los siberianos del extremo nororiental. Estos paleoamericanos se derivarían de al menos tres oleadas

de flujo génico asiático, consistentes con la morfología dental. La mayoría de ellos desciende de una misma población ancestral que habría ingresado hace unos 15.000 años. Una segunda oleada de genes asiáticos habría contribuido con la mitad de la ancestría de los pueblos originarios del Ártico que hablan esquimal y aleut. Finalmente, una tercera oleada migratoria sería responsable de 1/10 de la ancestría de los Chipewyan de Canadá (Reich y cols., 2012).

Los datos genómicos de un individuo proveniente del centro-sur de Siberia, cuya edad se ha estimado en 24.000 años, revela el origen dual de los americanos nativos (Raghavan y cols., 2014). Su genoma mitocondrial pertenece al haplogrupo *U,* de alta frecuencia entre los cazadores recolectores del mesolítico y paleolítico superior europeo. Los haplotipos de su cromosoma Y son basales y se ubican cerca de la raíz de la mayoría de los linajes americanos nativos, sin afinidades estrechas con los asiáticos orientales. Estos hallazgos sugieren que las poblaciones contemporáneas están más relacionadas con los euroasiáticos occidentales. Los análisis genómicos indican que entre 14 y 38% de los americanos ancestrales se habrían originado por flujo génico de estas poblaciones asiáticas antiguas. Ello habría acontecido con posterioridad a la divergencia entre ambos grupos, pero antes de la diversificación de los primeros americanos en el Nuevo Mundo. La introgresión génica del linaje siberiano, en los primeros americanos, explicaría por qué ciertos rasgos de sus cráneos tienen características que no concuerdan con las de los asiáticos orientales. Con todo, los hallazgos revelan que la rúbrica genética euroasiática occidental, presente en los nativos americanos modernos, deriva no solo de la mezcla post colombina (como se creía antiguamente) sino también de la mezcla ancestral propia de los primeros americanos (Raghavan y cols., 2014).

La ruta de migración costera

El modelo *Clovis Inicial* ha sido puesto en duda por los restos que señalan la presencia humana en Texas, datada en 15.500 años (Bodner, 2012) y por el sitio Monte Verde (sur de Chile), con 14.400 años de antigüedad (Rothhammer y Dillehay, 2009). En Monte Verde se encontraron restos de vivienda, algas, plantas medicinales, papas silvestres, etc. que anteceden a las fechas esperadas según el modelo inicial de cazadores recolectores, y entran en conflicto con las nociones clásicas de dispersión. Si la entrada de humanos a Norteamérica se estima en 15.000 años (Reich y cols., 2012), no podrían haber alcanzado la Patagonia occidental en tan poco tiempo (Dillehay y cols., 2008). Estos datos, más la arqueología, la filogeografía y los análisis de coalescencia, favorecen la noción de que los primeros inmigrantes se desplazaron hacia el sur por una vía marítima, desde Beringia hacia la costa occidental de Norte-

américa, hace unos 15.000 años. Estudios arqueológicos demuestran que la Columbia Británica estaba sin hielo en ese periodo, creando una posible ruta de dispersión. No obstante, no se han encontrado restos de canoas o embarcaciones que hubiesen permitido el desplazamiento por la costa. Pero la ruta costera occidental no habría sido la única posibilidad de desplazamiento de los pioneros americanos. Habría existido un corredor sin hielo, cuya extensión de 1.900 km habría serpenteado a través del flanco oriental de las Montañas Rocosas, después que el hielo (Laurentide) retrocediera hacia el este (Pringle, 2011).

Datos recientes, que integran la estructura genética y el patrón actual de geografía y lenguaje, son consistentes con la hipótesis de una ruta de desplazamiento costero. A partir del genotipo del cromosoma Y obtenido de 1.011 individuos que representan a 50 tribus, se identificó un haplogrupo exclusivo de Sudamérica, pero distribuido en alta frecuencia en Asia. La autocorrelación genético-geográfica de estos haplotipos sugiere su incorporación en Sudamérica hace no más de 6.000 años, a través de una vía costera o transpacífica (Roewer y cols., 2013). El poblamiento habría seguido una ruta de expansión costera hacia el sur, con separaciones poblacionales en secuencia y escaso flujo génico luego de la divergencia, situación especialmente clara en el sur de Sudamérica.

Con respecto a Mesoamérica, el tamaño poblacional efectivo es relativamente grande y las oleadas migratorias tienen consistencia con la ubicación geográfica y la afiliación lingüística de los pueblos y tribus implicados. Así, los Inga del suroeste de Colombia tienen ancestría amazónica y andina, consistente con el quechua que hablan. Los guaraní habrían surgido de dos vías provenientes del Este sudamericano. Pero el evento de mezcla más sorprendente se encuentra en Costa Rica, donde las poblaciones que hablan chibcha tienen linajes definitivamente sudamericanos, sugiriendo que esas rúbricas genéticas en Centroamérica se explicarían mediante reversión del flujo genético a través del Istmo de Panamá (Reich y cols., 2012). Esta hipótesis es difícil de poner a prueba.

El análisis del haplogrupo *D* del ADN mitocondrial propio de los indígenas de la parte sur de Chile y Argentina, concuerda con las estimaciones de los primeros registros arqueológicos de esa zona. Estos análisis indican que la dispersión paleoindia habría sido muy rápida, tardando menos de 2.000 años en llegar desde Beringia al sur de Sudamérica (Bodner y cols., 2013). Pero no apoyan una separación poblacional oriente-occidente, con escaso flujo génico posterior a la colonización, ni la existencia de una población fundadora restringida a una u otra vertiente de los Andes. Más bien se sustenta una dispersión amplia de todos los subclados basales, pero sin señalar ninguna

ruta migratoria en particular. Una extensa migración trasandina en el sur (35°S), habría favorecido el flujo génico bidireccional entre el este y el oeste de Sudamérica. Consecuentemente, los mapuche de ambas vertientes de los Andes son muy homogéneos genéticamente. La continuidad del sub-haplogrupo *D4h3a,* restringido a las poblaciones fueguino-patagónicas, refuerza la hipótesis de continuidad entre las poblaciones actuales y los inmigrantes iniciales (Bodmer y cols*.,* 2012).

La ruta sudamericana interior se habría iniciado en Venezuela, cruzando el Amazonas en dirección sur. La entrada se habría originado desde Norteamérica, dividiéndose en tres ramas, de las cuales una ingresó a Sudamérica (Figura 1 en Dillehay, 2009). La otra ruta propuesta es costera y llega hasta Monte Verde. El modelo interdisciplinario mostrado en la Figura 1 de Rothhammer y Dillehay (2009), en cambio propone cuatro rutas que entran a Sudamérica. Dos rutas son amazónicas (por Guyana y Brasil, respectivamente); otra es costera hacia Monte Verde, pero no procede desde Beringia, sino desde Asia sudoccidental. Finalmente, proponen una ruta andina que, a la altura de Bolivia, se divide en una ruta hacia el este y otra que se adentra hacia la Patagonia. Por su parte, el modelo propuesto en la Figura 3 del trabajo de Bodner y cols. (2012) propone tres escenarios. El primero es una doble entrada (costera e interior) hacia Sudamérica. Los otros dos escenarios proponen un arribo costero occidental que sería el incubador de migraciones seriadas y bidireccionales a través de los Andes, para colonizar el interior de Brasil, Argentina y la Patagonia, con algunos matices diferenciadores entre ambos escenarios *(Figura 9-17).*

Un estudio de 300 muestras de haplotipos mitocondriales de indígenas del sur de Chile y Argentina (mapuche, pehuenche, huilliche, tehuelche, yámana y kawesqar) también apoya la continuidad genética y el origen común de dichas poblaciones nativas, pero sugiere un quiebre poblacional entre el extremo sur y la región patagónica de más al norte. Con ello, el proceso de colonización inicial no habría sido solo uno de expansión norte-sur, sino que también habría incluido desplazamientos a través de los Andes y una colonización transandina hacia el interior continental (De Saint Pierre y cols., 2012). Las cosmovisiones e idiomas entre los kaweskar-yámanas y los tehuelches-pehuenches, etc., difieren a tal grado que muchos se preguntan cómo es que los patagones se diferenciaron tanto en lo cultural del resto de los aborígenes de más al norte. ¿Una colonización desde Asia podría ser posible?

El análisis morfométrico del cráneo de indígenas Botocudos (Minas Gerais, Brasil) mostró la existencia de rasgos intermedios entre las morfologías paleoamericana y mongoloide. El análisis de sus haplotipos mitocondriales han identificado secuencias típicamente polinésicas, sin ningún componen-

te amerindio nativo (Gonçalves y cols., 2013). Otros análisis genómicos y dataciones con radiocarbono de dos aborígenes botocudos han confirmado su ancestría polinésica (Malaspinas y cols., 2014). El origen de estas secuencias en una etnia del interior de Brasil es paradójica. Entre las alternativas que se barajan, se supone que los paleoamericanos habrían adquirido dichas secuencias mediante contacto con sus ancestros. En este escenario, habrían pasado sus genes a los amerindios primitivos junto con otros genes para la morfología craneana paleoamericana. Otro escenario propone un contacto directo más reciente entre la Polinesia y Sudamérica, previo a la llegada de los europeos. Pero esta propuesta no solamente tiene problemas con el arribo de los polinésicos hacia la costa occidental de Sudamérica, sino que también debe explicar cómo cruzaron los Andes y terminaron en el sur de Brasil (Malaspinas y cols., 2014). Un tercer escenario propone que la existencia reciente de los haplogrupos polinésicos se habría originado mediante el comercio de esclavos africanos desde Madagascar, cuyo ADNmt comparte 20% de sus se-

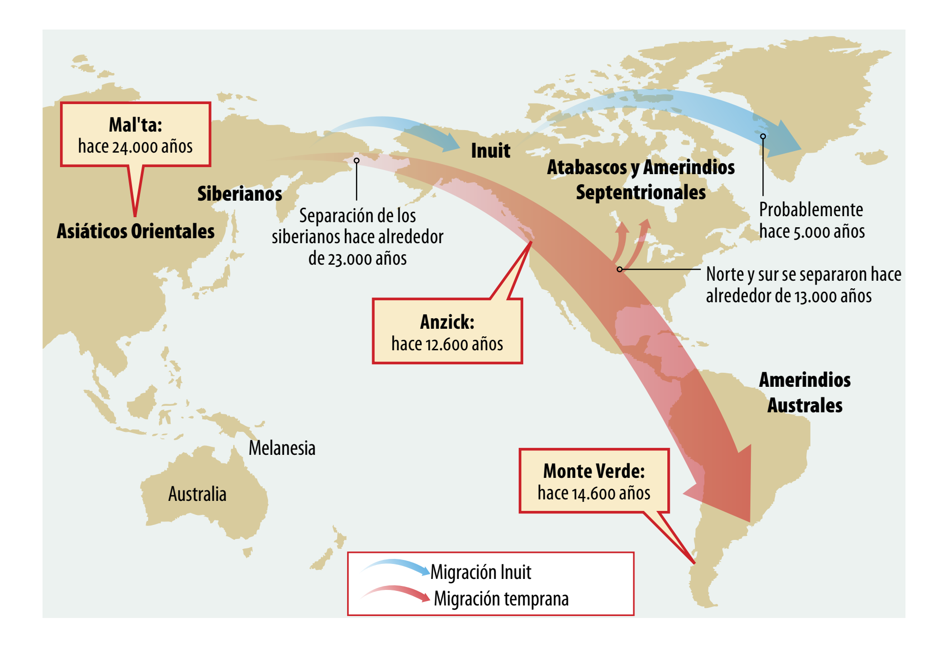


Figura 9-17 La odisea colonizadora de los primeros americanos
Se presume que estos colonizadores iniciales habrían arribado en una sola oleada migratoria desde Asia (anaranjado). Posteriormente se habrían separado en dos subgrupos que se expandieron hacia el sur. Los Inuit del Ártico habrían llegado en una migración tardía (en azul). Para algunos autores *(e.g.,* Pringle, 2011), se sugiere una vía marítima para el asentamiento de Monte Verde, en el sur de Chile. Ver texto para más detalles *(Adaptado de Balter, 2015).*

cuencias con los Botocudos (Gonçalves y cols., 2013).

En síntesis, el poblamiento de América se habría iniciado alrededor de 15.000 años, cuando los pioneros asiáticos cruzaron por Beringia e ingresaron a Norteamérica. Posteriormente, habrían ingresado a Sudamérica por al menos dos rutas. La ruta interior habría dado origen a las culturas yanomami, amazónicas, botocudo, guaraní, etc. Respecto de la ruta costera, no se sabe desde dónde se inicia ni la ancestría de sus migrantes. La inexistencia de ADN humano en Monte Verde no permite conectar ese asentamiento con las otras etnias del sur y la Patagonia. Por lo tanto, su origen es fuente de variadas especulaciones.

Dos estudios recientes usando ADN de grupos actuales y antiguos han vuelto a reavivar el misterio del poblamiento humano inicial. Una vez más se reporta que los amerindios modernos comparten trazas de ADN con los nativos de Australia y Melanesia. Estos primeros pobladores habrían surgido de una sola población siberiana fuente. Esta habría divergido del resto de los asiáticos hace alrededor de 23.000 años y habría cruzado hacia Norteamérica por Beringia. Después de unos 8.000 años se habrían dispersado en una sola oleada hacia el sur, dividiéndose en dos ramas, hace unos 13.000 años (Balter, 2015). Con todo, se necesitarán estudios integrados, con más datos genéticos/genómicos y aumento del tamaño de las muestras, para resolver muchas de las incógnitas que aun perduran *(Figura 9-17).*

El origen híbrido de *Homo sapiens*

La evolución de los homínidos, que culmina con la aparición del hombre moderno, se ha reconstruido a partir de los escasos fósiles que se conocían hasta hace poco. El registro incompleto y las ideas gradualistas dieron pie a una serie de hipótesis peregrinas y a la búsqueda de los eslabones perdidos. Así, la historia evolutiva de nuestros ancestros y el desarrollo de las capacidades intelectuales derivadas del aumento del tamaño del cerebro se llenaron de prejuicios, dogmas y sesgos. Estas aproximaciones groseras, disfrazadas de objetividad científica, mostraban la superioridad de ciertas razas por sobre otras. En general, los europeos siempre resultaban estar por encima del resto de la humanidad (Gould, 1981).

El advenimiento de las técnicas de obtención de ADN antiguo –sumado a los cambios sociopolíticos que permitieron estudiar restos fósiles de homínidos de Europa oriental, Siberia y África–, han producido notables avances en la paleogenética (función génica y diversidad genética), la paleodemografía y la evolución de los homínidos (Shapiro y Hofreiter, 2014). Entre ellos, la secuenciación del genoma de nuestro pariente más cercano, el hombre de Nean-

derthal, ha revolucionado la antropología (Green y cols., 2010). Ahora se empieza a conocer las rúbricas genéticas dejadas por los eventos filogeográficos que moldearon la estructura genética actual. Los datos genéticos son incontrovertibles y no otorgan apoyo a las ideas gradualistas clásicas.

Los Neanderthal son el grupo hermano de los humanos actuales y vivieron en Europa y Asia occidental, antes de desaparecer hace unos 30.000 años. Su nombre proviene del valle de Alemania en donde se encontraron sus restos, Sus rasgos morfológicos aparecen en el registro fósil de hace 400.000 años. Eran hombres robustos cuyos ancestros provenían de África; al final de su historia se distribuían entre el sur de Siberia y el Medio Oriente. Se supone que durante ese tiempo tuvieron contacto y se hibridizaron con los humanos anatómicamente modernos, alrededor de 80.000 años atrás. Al respecto, los rasgos anatómicos y las secuencias moleculares han generado encendidas controversias tanto a favor como en contra de la hibridización. Pero la comparación del genoma de los Neanderthal con los de cinco especímenes humanos actuales, obtenidos de distintas partes del mundo, ha identificado una serie de regiones genómicas compartidas, involucradas en el metabolismo y el desarrollo esquelético y cognitivo. Pero además sugiere fuertemente que hubo flujo génico en ambas direcciones y que los Neanderthal intercambiaron genes con ancestros no africanos (Green y cols., 2010). Los huesos de la mano encontrados en la cueva Denisova (sur de Siberia) entregaron nuevas evidencias comparativas de este grupo arcaico, los denisovanos. Este linaje, conocido solo a partir de su ADN, dejó trazas genéticas en los asiáticos orientales y, posteriormente, en los antiguos moradores de la *Sima de los Huesos* en España. Los denisovanos estaban más estrechamente relacionados con los Neanderthal que con los humanos modernos y se habrían hibridizado en Asia con nuestros ancestros (Gibbons, 2014, 2015).

Los humanos que vivían fuera de África contenían casi un 4% de ADN de procedencia Neanderthal. Se estima que la hibridización se habría producido entre 65.000 y 90.000 años atrás. Aparentemente, los migrantes que salieron de África se aparearon con los Neanderthal que residían en el Medio Oriente y no solo intercambiaron genes, sino también ciertos rasgos asociados al desarrollo del cerebro y el lenguaje (Callaway, 2011). Actualmente se sostiene que los primeros humanos abandonaron África hace 200.000 años y que se dispersaron para poblar el resto del mundo. Esta migración habría sido en ambos sentidos, puesto que algunos grupos regresaron a su tierra original mucho antes de que arribaran los colonizadores europeos. Los datos de ADN indican que un pequeño grupo de africanos del este, que llegaron al Medio Oriente, migraron hacia el sur de África y se mezclaron con los cazadores recolectores de Khoe-San, que vivían en el área hace unos 20.000 años (Hayden, 2013).

El ADN mitocondrial, proveniente de una mandíbula encontrada en Italia, ha permitido establecer que los Neanderthal también llegaron a esta península. Habrían experimentado cambios morfológicos que apoyan la hipótesis de hibridización con los humanos anatómicamente modernos (Condemi y cols., 2013). Estudios posteriores indican que estos apareamientos no eran totalmente compatibles y, con el tiempo, los descendientes híbridos fueron perdiendo la fertilidad. Además, se detectaron determinantes genéticos para diversas patologías (lupus, cirrosis biliar primaria, enfermedad de Crohn, diabetes tipo II, variación en la queratina de la piel y del pelo, variaciones en los niveles de interleucina-18, y variación en el tamaño del disco óptico). Muchas de estas afecciones hacen que la piel del portador sea más sensible a los cambios de temperatura y reducen la capacidad de bloqueo a los patógenos. Resumiendo, entre el 1% y el 3% del genoma de los europeos y de los asiáticos del este proviene de los Neanderthal (Gibbons, 2015).

La secuenciación del genoma de un Neanderthal de las montañas Altai (Caucaso), y su comparación genómica con 25 genomas humanos modernos, señalan que acontecieron muchos eventos de flujo génico entre los Neanderthal, los denisovanos y los primeros humanos modernos (Prüfer y cols., 2014). Los apareamientos entre distintos grupos de homínidos ocurrieron hasta finales del Pleistoceno, hace solo unos 10.000 años. Las comparaciones también indican que entre 1,5 y 2% del ADN de los humanos fuera de África son derivados de los Neanderthal del Cáucaso más que de Siberia. La estimación de la contribución de los denisovanos al genoma Neanderthal es del 0,2% en las poblaciones de Papúa Nueva Guinea y Australia. Pero hubo una escasa introgresión génica hacia los humanos de Asia central. Otras estimaciones indican que 0,5% del genoma de los denisovanos proviene de los Neanderthal y que la separación poblacional entre los Neanderthal de Altai y los otros ocurrió entre los 77.000 y los 114.000 años (Prüfer y cols., 2014). El análisis del ADN de un humano que existió entre los 37.000 y los 42.000 años atrás, en Rumania, señala que entre 6% y 9% de su genoma se deriva de los Neanderthal, ejemplificando la mayor contribución genética encontrada hasta ahora. El fósil de Rumania nos señala la existencia de genes de origen europeo y asiático. Hay asimetría del flujo génico con sesgo negativo hacia la contribución europea (Fu y cols., 2015).

Actualmente, sabemos que ocurrieron múltiples eventos de hibridización entre linajes humanoides sustancialmente divergentes. Este acontecimiento es más la regla que la excepción en la evolución humana. El mito del aislamiento reproductivo en los albores del *Homo sapiens* no se ajusta ni a tabúes ni a suposiciones previas. A grandes rasgos, los datos genómicos señalan flujo génico en la diversificación subespecífica. Todo apunta a divergencia genó-

mica heterogénea y ampliamente distribuida geográficamente (Nosil y Feder, 2012a, b). Las consecuencias de la hibridización son variables, pero indiscutiblemente reflejan fusión de linajes evolutivamente distintos. Pero muchos complejos génicos deben haber sido incompatibles y no compartidos. No obstante, la plasticidad genómica permite estos reacomodos macromoleculares. Así, el aislamiento reproductivo entre los linajes fue sobrepasado muchas veces, dando origen a fenotipos nuevos y a la formación de zonas híbridas estables. Pero también se muestra la extinción de uno o más linajes hibridizantes. Seguramente, las hipótesis al respecto transitan hacia la inferioridad adaptativa.

La trascendencia de la hibridización de linajes radica en el aumento de la variación genética por empalmes alternativos, una nueva dinámica epigenética debida a complejización genómica y amalgamamiento de rasgos. Consecuentemente, las poblaciones híbridas contenían individuos intermedios en relación a sus padres. Otros individuos se parecían a sus progenitores (híbridos crípticos), o bien mostraban un fenotipo que sobrepasaba el de las formas parentales (híbridos transgresivos; Seehaussen y cols., 2014). Otra importancia de la introgresión es que los híbridos pueden prosperar en lugares donde las formas parentales no podían. De esta forma, la hibridización constituye una fuente creativa esencial que da cuenta del éxito evolutivo de los humanos. El intercambio de información práctica y adaptativa entre estos grupos, con genotipo y comportamiento suficientemente diferenciados, puede haber facilitado la emergencia de innovaciones culturales (Ackermann y cols., 2016).

El reciente descubrimiento de una nueva especie humana, *Homo nadeli*, en un sistema de cuevas de Sudáfrica, ha incrementado la diversidad del género y aumentado significativamente la representatividad fósil al haberse encontrado más de 15 individuos fósilizados (Gibbons, 2015). Se caracterizan por tener una estatura y masa corporal similar a humanos actuales más bien menudos. Su volumen endocraneal es similar al de los australopitécidos. Su morfología craneal es similar a la de *Homo erectus, habilis* o *rudolfensis*. Muestra adaptaciones en las manos y muñecas y rasgos humanos en los pies y extremidades inferiores. Los fósiles no han podido ser datados aun, por lo cual sus relaciones con otros miembros del género son desconocidas (Berger y cols., 2015).

Contrastación de hipótesis en biogeografía

La biogeografía tiene que ver con eventos históricos que no pueden ser observados directamente ni manipulados experimentalmente. Los estudios biogeográficos generalmente pasan por tres estados. El primero es una fase

descriptiva, luego una fase narrativa y finalmente una fase analítica. Las explicaciones en forma de narrativas tienen una base inductiva fuerte y difieren de los modelos explicativos por su énfasis en los aspectos históricos. Es decir, primero se observan y analizan los patrones o diseños actuales (el resultado) y luego se formulan las explicaciones en término de procesos históricos. Uno de los problemas con esta aproximación es que las observaciones (limitadas) pueden ser consistentes con un número ilimitado de explicaciones alternativas. Quienes realizan estas aproximaciones inductivas han sido duramente criticados porque sus escenarios no tienen bases científicas. La disciplina no progresa más allá de un intento especulativo que genera más y más hipótesis en vez de ponerlas a prueba, como se esperaría en un esquema popperiano. Por ejemplo, si nos preguntamos dónde se originaron las proteáceas, no se expresa ninguna predicción específica. Pero si se reemplaza por una hipótesis contrastable como, por ejemplo, que la distribución disjunta de las proteáceas en Australia, Sudáfrica y Sudamérica se produjo por vicarianza, entonces la narrativa se transforma en una hipótesis cuyas predicciones pueden ser evaluadas.

La imposibilidad de poner a prueba o contrastar dos narrativas no puede establecerse de acuerdo a parámetros lógicos, porque estamos frente a un proceso que no ha sido observado. No obstante, puede ser puesto a prueba en relación a una hipótesis alternativa. Esta segunda hipótesis debe utilizar datos independientes de aquellos implícitos en la formulación inicial, a fin de evitar la circularidad (Crisp y cols., 2010). Consecuentemente, las mejores hipótesis biogeográficas son aquellas que se ajustan a un modelo hipotético-deductivo en donde es esencial el soporte filogenético. Así, la hipótesis biogeográfica se transforma en una aseveración rigurosa que tiene poder predictivo y, por estar bien estructurada, puede explicar los fenómenos que le son propios. Además, debe tener consistencia interna y una formulación que permita ponerla a prueba (Ball, 1976).

En cambio, el tratamiento de las hipótesis como si fuesen evidencia u observaciones empíricas, confunde muchos análisis biogeográficos porque las explicaciones se limitan a especificar nociones, mecanismos o procesos (dispersión y vicarianza) o constricciones tales como la dispersión a partir de un centro de origen. Un pensamiento de esta naturaleza desestima los fenómenos geológicos complejos por considerarlos irrelevantes (Parenti y Ebach, 2013).

Mucho se ha escrito alegando que no es ciencia una aproximación biogeográfica netamente inductiva en la cual el patrón o diseño preceda al proceso que le dio origen. Y si los estudios biogeográficos se presentan como una narración de la geografía histórica de un único taxón, carecen de rigor porque a menudo son un apéndice a los análisis filogenéticos. En cambio, si la pre-

gunta de investigación se formula como hipótesis, los escenarios biogeográficos pueden ser puestos a prueba. Se considera adecuado desarrollar estudios sinérgicos entre la biogeografía, la ecología, la cronología molecular y la paleontología, con el fin de aumentar las posibilidades de contrastar hipótesis. Por ejemplo, las nuevas aproximaciones están desafiando el clásico paradigma Gondwana, originando una respuesta mucho más compleja para el hemisferio sur, incluyendo la deriva continental, la conservación de los nichos, el hundimiento y la emergencia de las masas terrestres, el reemplazo biótico y la colonización a gran distancia (Crisp y cols., 2010).

Capítulo 10

Cromosomas y Herencia Vertical



Los cromosomas son los albaceas de la información genética y los vehículos de la herencia en la mayoría de los organismos vivientes. Su estructura, organizada en fibras de cromatina, se condensa y descondensa a medida que transcurre el ciclo celular. El conjunto de cromosomas de un individuo, ordenados por sus características observables en metafase, constituye el cariotipo. En ciertas especies se ha reportado un único cariotipo, mientras en otras existen variantes cromosómicas numérico-estructurales *(Figura 10-1),* inter o intrapoblacionales. La variación en el número diploide es amplia, pudiendo llegar a más de 400 cromosomas en los helechos o las mariposas. Las causas de los cambios cromosómicos aun no se conocen, pero es posible que ciertos elementos móviles (transposones) tengan que ver con la desestabilización cromosómica. La variación cromosómica interespecífica ha servido para utilizarlos como indicadores de parentesco, ya que las especies más cercanas tienen mayor probabilidad de compartir un mismo cariotipo. Por otro lado, ciertos reordenamientos cromosómicos (inversiones, traslocaciones, etc.) en heterocigosis pueden producir serios problemas de apareamiento y segregación. Estas incompatibilidades se reflejan en distintos grados de esterilidad por la producción de gametos desbalanceados genéticamente. Las aberraciones cromosómicas, en las poblaciones naturales y sus efectos en humanos, sirvieron para plantear que los reordenamientos son causales de especiación porque las diferencias cromosómicas actúan como barreras reproductivas. Las técnicas de citogenética molecular y el uso de fluoróforos han transformado el énfasis descriptivo de cariotipos en una fuerte evidencia de homo-

logía por ancestría común (Ehrlich y cols., 1997). El estudio de las regiones cromosómicas compartidas (sinténicas), que ha indagado en la homología citogenético-molecular de los vertebrados, ha permitido reconstruir un protocariotipo de 12 cromosomas. Este número ancestral es el mismo obtenido por análisis de genes parálogos, de organismos cuyo genoma se ha secuenciado totalmente *(p 375)*. En resumen, la homología cromosómica es coherente con la genómica y corrobora la relación entre el vehículo y los pasajeros.

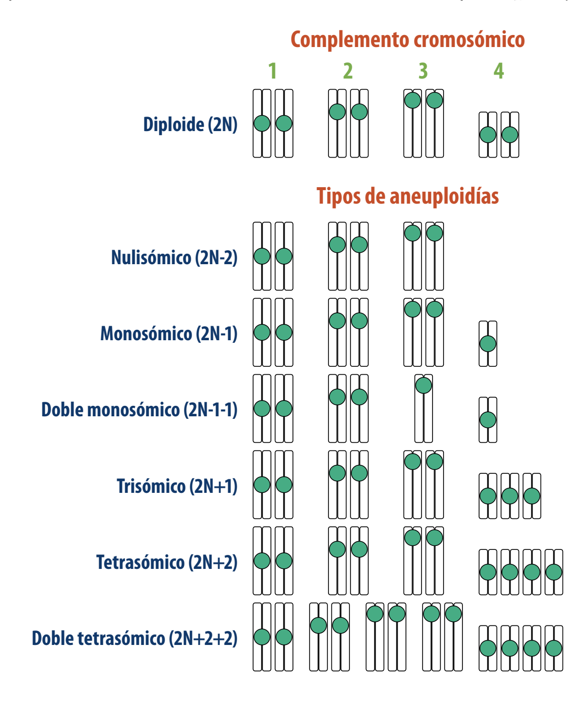


Figura 10-1 Aneuploidías

Diagrama de distintos tipos de aneuploidías producidas a partir de un cariotipo hipotético de 8 cromosomas. A diferencia de las poliploidías, en las aneuploidías solo algunos cromosomas aumentan o disminuyen en número, en relación al cariotipo original.

Los cromosomas de los eucariontes están formados por un complejo de ADN y proteínas (histónicas y no histónicas) denominado *cromatina.* Este complejo organizado en nucleosomas, tiene un núcleo de 146 pb y una envoltura formada por un octámero de histonas cuyo ensamble es catalizado por la nucleoplasmina. La organización nucleosómica se enrolla sobre sí misma, formando fibras de cromatina *(Figura 10-2)*. La cromatina experimenta ciclos de condensación-descondensación en cada división celular, pero además, su

dinámica depende de las demandas funcionales del núcleo. Una serie de fenómenos epigenéticos, como la fosforilación de histonas sumada a la acción de ATPasas llamadas condensinas, están involucrados en la condensación cromosómica (Richards y Elgin, 2002). Hay grandes segmentos cromosómicos que pueden mantenerse firmemente condensados durante sucesivas divisiones celulares, o bien en forma permanente, debido a complejos de represión específica. La condensación cromatínica no permite la acción de la ARN polimerasa, por ello el material genético está silenciado y no es transcrito. Al estado inerte se le conoce como heterocromatina, mientras que el estado transcripcionalmente activo corresponde a eucromatina. El silenciamiento génico se produce por metilación de las citocinas en regiones ricas en repeticiones CpG del ADN. También pueden metilarse las histonas que conforman los nucleosomas.

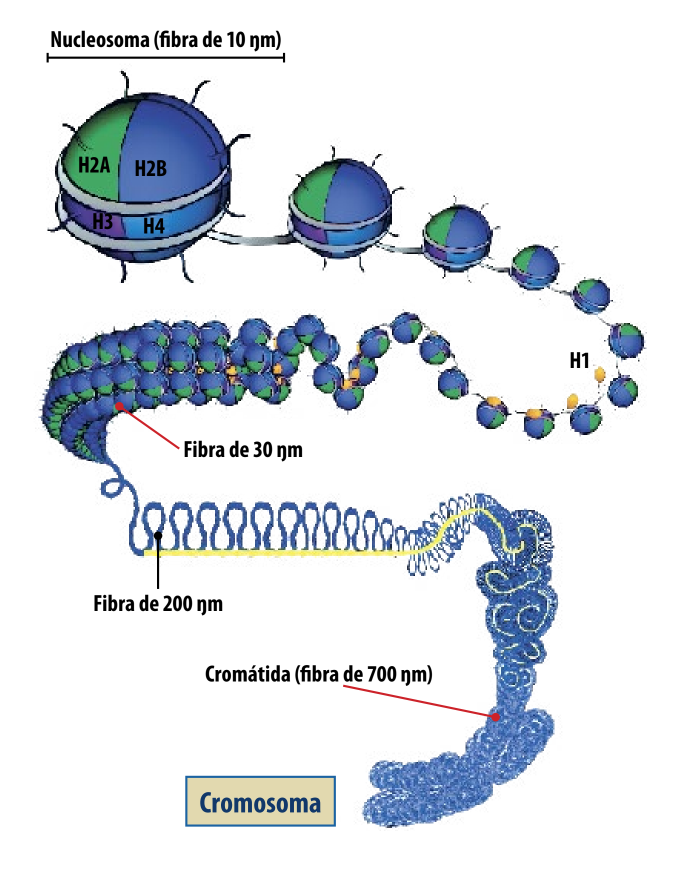


Figura 10-2 Compactación de la cromatina
Desde el nivel molecular (arriba) al citológico (abajo) *(ilustración gentileza* de *Roberto de la Fuente).*

La metilación que involucra la región promotora de los genes inhibe la unión de los factores de transcripción y coactivadores del ADN. Su resultado neto es uno de represión transcripcional. A la inversa, la acetilación de las histonas permite la distención de la cromatina y facilita el ensamblaje del complejo enzimático transcripcional que pone en marcha a la expresión génica. El remodelamiento de la cromatina es un fenómeno muy complejo y dinámico, que afecta drásticamente a la apariencia de los cromosomas, como se observa en los ovocitos de anfibios (cromosomas plumosos) o en los cromosomas politénicos de *Drosophila*.

La estabilidad funcional de los cromosomas se mantiene mediante las proteínas y ADN que conforman los telómeros (Hug y Lingner, 2006). Los telómeros contienen una secuencia repetitiva de ADN de hebra sencilla, que se acorta durante las sucesivas rondas de replicación y limita la vida útil de una célula *(Figura 10-3).* El acortamiento del ADN telomérico se contrarresta por la actividad enzimática de la telomerasa, una enzima de múltiples subunidades que además contiene ARN. La telomerasa funciona como una transcriptasa inversa y adiciona secuencias simples de seis bases nitrogenadas (TTAGGG)n, al extremo 3´ del ADN en cada ciclo celular. La actividad de la telomerasa está directamente relacionada con el envejecimiento celular. Las células germinales y las troncales expresan altos niveles de telomerasa mientras que las células añosas casi no muestran esa actividad enzimática. Pero los telómeros no solo protegen los extremos cromosómicos de degradación nucleolítica, sino que también inducen inactivación de los genes adyacentes

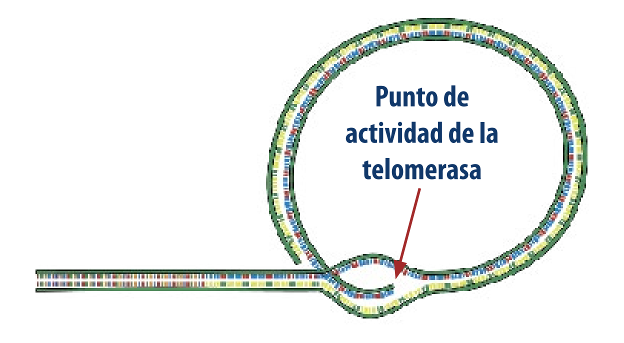


Figura 10-3 Diagrama del ADN telomérico

Estructura de un telómero. El ADN telomérico se repliega sobre sí mismo para formar una estructura circular que protege el extremo de los cromosomas. La telomerasa adiciona secuencias simples de seis nucleótidos (TTAGGG)n, al extremo 3´ del ADN en cada ciclo celular. Este proceso es menos eficiente a medida que transcurren las divisiones celulares, y se asocia al envejecimiento celular y organísmico.

por una gradiente de distancia (Cooper, 2000). Recordemos el caso de la oveja Dolly, clonada hace una década en Escocia. Dolly mostró signos de artritis precoz, debido a que no hubo reprogramación genómica de la telomerasa. Por lo tanto, la información genética de sus células, al nacer, tenía la edad de la madre.

Centrómeros

Los centrómeros corresponden a la constricción primaria que permite agrupar los cromosomas según su posición. Una región específica del centrómero, el cinetocoro, es el sitio de anclaje de los microtúbulos que constituyen las fibras del huso. Los centrómeros se han considerado tradicionalmente como estructuras de posición estable dentro del cromosoma. Así, cuando los cromosomas de un par de homólogos difieren en su morfología, se infiere que ha ocurrido una traslocación o inversión. Sin embargo, los marcadores genéticos a ambos lados del centrómero siguen siendo los mismos.

Se ha observado recientemente que, en ciertas especies, el centrómero muestra una historia evolutiva independiente de los marcadores genéticos que los flanquean. Este fenómeno solamente puede explicarse presumiendo inversiones pericéntricas extremadamente peculiares, o postulando la emergencia evolutiva de nuevos centrómeros. El desplazamiento y relocalización del centrómero ocurre a lo largo del cromosoma sin que haya una inversión pericéntrica asociada al proceso. Esa relocalización, sin un reordenamiento, parece ocurrir por transposición e inserción de secuencias centroméricas eucromáticas, o por la aparición de neocentrómeros. Sin embargo, aun no se comprende el proceso de progresión de los nuevos centrómeros ni cómo ocurre la pérdida/ganancia de material heterocromático del *locus* centromérico ancestral y del neocentrómero, respectivamente (Ventura y cols., 2001). En el arroz, la formación de neocentrómeros es la única forma de explicar su inusual patrón de heterocromatina. Se supone que los intercambios homólogos no alélicos, favorecidos por el ADN repetitivo y las duplicaciones segmentadas, percuten una rápida eliminación de ADN satélite (Ventura y cols., 2004).

El reposicionamiento centromérico se ha reportado en aves, marsupiales y *Drosophila*, y parece estar muy difundido en los eucariotas. También se ha reportado en roedores del género *Tokudaia*, cuyo sistema X0 no depende del gen *Sry* que determina el sexo en mamíferos. La comparación de dos especies de *Tokudaia* indica que el orden génico de los cromosomas X está conservado. Sin embargo, la posición del centrómero exhibe diferencias interespecíficas, por lo que el reordenamiento descrito no puede atribuirse a una inversión pericéntrica (Kobayashi y cols., 2008). Estos eventos parecen ocurrir con bas-

tante frecuencia, ya que se han reportado al menos cuatro instancias de reposicionamiento en los dos millones de años que separan al caballo del burro, y cinco instancias después de la divergencia entre burros y cebras.

El dinamismo del centrómero contrasta con la visión pregenómica que presumía su invarianza posicional. Es sabido que los reordenamientos producen efectos de posición cuando los genes quedan ubicados en la cercanía del centrómero o de la heterocromatina. Por lo tanto, el reposicionamiento puede cambiar el contexto genético en que se activan las vías regulatorias afectadas por la nueva posición centromérica. Como resultado, podrían generarse diferencias morfológicas entre el linaje con centrómero original y aquel neocentromerizado. Este dinamismo posicional se convierte en un nuevo elemento de regulación génica que no se basa en *feedback,* sino en efectos de posición. Los cromosomas tienen distinta morfología y número fundamental de brazos (FN) atendiendo a la posición del centrómero (Qumsiyeh, 1994). Se

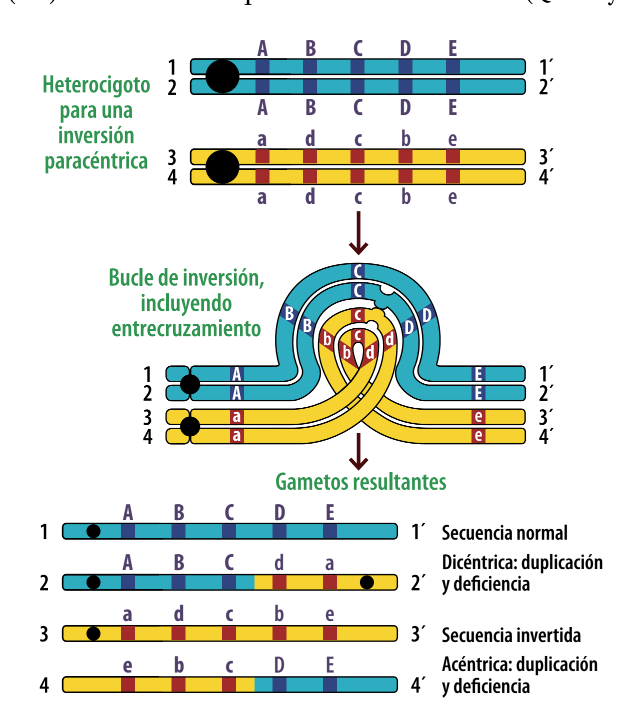


Figura 10-4 Efectos derivados de una inversión cromosómica
Inversión paracéntrica heterocigota afectando un par de cromosomas homólogos. Teóricamente, estas aberraciones citológicas generan semiesterilidad, porque producen 50% de gametos genéticamente desbalanceados. El entrecruzamiento entre los genes C y D incide en la formación de cromosomas no funcionales (dicéntricos y acéntricos) en la anafase. Los homólogos se ilustran de distinto color en la imagen. Los centrómeros se marcan con un punto negro.

les agrupa en metacéntricos (centrómero medial), submetacéntricos, subtelocéntricos y acrocéntricos (centrómero terminal). Los cromosomas acrocéntricos se consideran formados por un solo brazo, mientras los otros se consideran bibraquiados. Las diferentes morfologías cromosómicas reflejan que su estructura es dinámica y se deriva de rearreglos internos que incluyen deficiencias, duplicaciones, traslocaciones e inversiones.

Al observar los efectos derivados de los rearreglos cromosómicos se ha postulado su rol como factores de aislamiento reproductivo. En condición homocigota, estas alteraciones no generan problemas de apareamiento meiótico que interfieran con la fertilidad. Pero cuando ocurren en el estado heterocigoto, se producen graves desbalances en la composición genética de los gametos resultantes. Por ejemplo, si ocurre una inversión paracéntrica y se realiza entrecruzamiento que no incluya al centrómero, se generarán bucles o puentes cromosómicos provistos de dos centrómeros, y segmentos acéntricos. Los cromosomas dicéntricos, al ser traccionados desde ambos centríolos, se rompen y dan como resultado gametos con desbalance génico leve o severo *(Figura 10-4)*. Como se forman muy pocos recombinantes funcionales en los portadores heterocigotos para una inversión, se dice que las inversiones son supresoras de entrecruzamiento, aunque en rigor no hay tal supresión. Solo

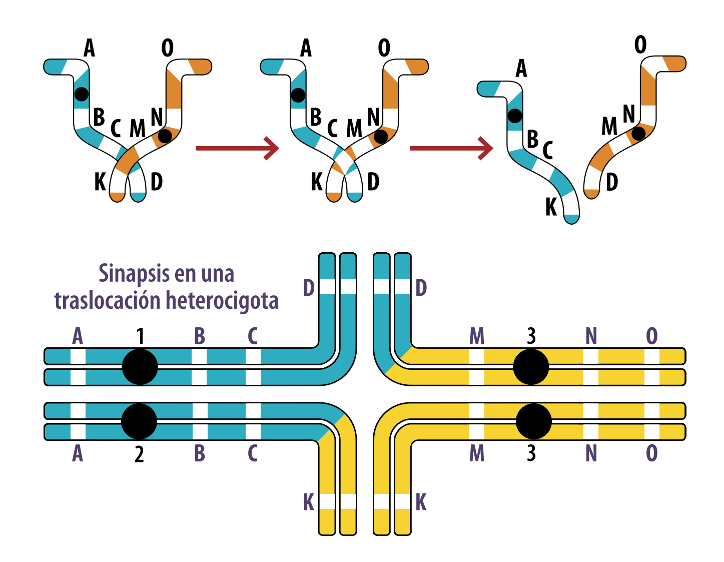


Figura 10-5 Efectos de una traslocación heterocigota
Traslocación recíproca heterocigota y apareamiento cromosómico. Dependiendo de si la segregación es alterna (1-4, 2-3) o continua (1-3, 2-4; 1-2, 3-4), se producirán gametos normales o con grado variable de deficiencias y duplicaciones génicas, respectivamente. Los cromosomas de un mismo color son homólogos.

ocurre que los productos de recombinación no son viables. Así, a consecuencia de las inversiones puede originarse semiesterilidad porque, teóricamente, 50% de los gametos producidos no son funcionales.

Las traslocaciones recíprocas heterocigotas producen intercambio de segmentos entre cromosomas no homólogos, con un resultado gamético similar al de las inversiones. Los cromosomas rearreglados se disponen en forma de cruz, pudiendo segregar en forma alterna o continua *(Figura 10-5)*. Solo en los casos de segregación alterna se producen gametos normales. La segregación continua produce gametos con deficiencias y duplicaciones génicas de variada cuantía, que teóricamente reducen la fertilidad de los organismos en un 75%.

Traslocaciones robertsonianas

Las traslocaciones robertsonianas corresponden al reordenamiento cromosómico más común en los mamíferos y representan el tipo de cambio cromosómico que contribuye más efectivamente a la diferenciación de las poblaciones naturales (King, 1993). En el ratón *Mus musculus* se han descrito muchas razas cromosómicas con números diploides reducidos (2n = 22) debido a la presencia de cromosomas metacéntricos. Estas translocaciones requieren roturas de doble hebra en el ADN centromérico de los cromosomas acrocéntricos. Luego se produce fusión y reparación de ambos brazos para formar un cromosoma bibraquiado. Los brazos cortos de los cromosomas telocéntricos

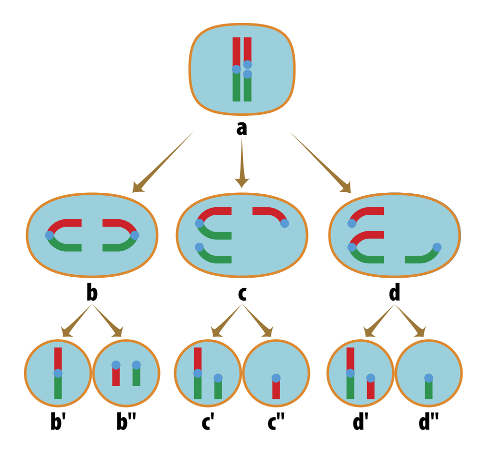


Figura 10-6 Diagrama de trivalentes, opciones de segregación de cromosomas y gametos resultantes de las traslocaciones robertsonianas

a) Trivalente con un brazo del metacéntrico en rojo y el otro en verde como los respectivos cromosomas telocéntricos; **b)** segregación alternativa; **c)** y **d)** segregaciones adyacentes; **b')** equilibrada y **b")** gametos normales; **c'), c", d', d")** gametos aneuploides *(Manieu y cols., 2014)*.

originales (incluyendo los fenómenos proximales, parte del ADN satelital y, frecuentemente, un centrómero), se pierden en el proceso (Garagna y cols., 2001). Cuando se aparean ratones que difieren en número cromosómico debido a procesos robertsonianos, pueden formarse trivalentes que muestran una segregación anormal *(Figura 10-6)*. Solo los gametos resultantes de una segregación alterna darán origen a cariotipos balanceados. En los otros casos, se activa el punto de control metafásico que activa los mecanismos celulares de interrupción del progreso de los espermatocitos. Como resultado, la fertilidad de estos hibridos cromosómicos se reduce drásticamente, al tiempo que constituye una suerte de barrera reproductiva.

Diferencias cromosómicas y especies crípticas en jerbos del género *Taterillus*

Existen al menos cinco especies de roedores del género *Taterillus,* indistinguibles morfológicamente ya sea por métodos tradicionales o por análisis de morfometría geométrica. Estos jerbos presentan un sistema de determinación del sexo XX/XY1Y2, derivado de traslocaciones de material genético entre los autosomas y los cromosomas sexuales. Dos formas cromosómicas de *Taterillus* (*sp.* 1 y *sp.* 2), provenientes del lago Chad (África) tienen distintos cariotipos. *Taterillus sp.* 1 tiene 22/23 cromosomas y su número fundamental de brazos autosómicos, FN = 40. La otra especie, *Taterillus sp.* 2, tiene 24/25 cromosomas y FN = 44. Otra especie, *T. pygargus*, que se distribuye parapátricamente con las formas anteriores, posee 22/23 cromosomas y FN =38-40. La comparación de las bandas C y G, entre estas especies, ha revelado que difieren por 7 a 11 rearreglos cromosómicos que incluyen traslocaciones en tándem, inversiones pericéntricas y traslocaciones robertsonianas. Estos últimos rearreglos involucran brazos cromosómicos completos, generando homología monobraquial (Dobigny y cols., 2002). Las especies *T. sp.* 1 y *T. sp.* 2 difieren entre sí por una traslocación en tándem que afecta a los cromosomas bibraquiados 6 y 10 de *T. sp.* 2 y que guarda homología con el cromosoma subtelocéntrico 3 de *T. sp.* 1. Además, se ha identificado 10 autosomas metacéntricos que, por su homología monobraquial, forman un anillo durante la profase I *(Figura 10-7)*. Pero también existen diferencias similares entre *T. sp.* 1 y *T. pygargus* porque los híbridos forman anillos de 6 cromosomas en la profase I. Finalmente, *T. sp.* 2 difiere de *T. pygargus* por traslocaciones de brazos completos que originan un anillo de 7 cromosomas. Estas diferencias cariotípicas producen individuos heterocigotos para una multiplicidad de reordenamientos que afectan negativamente la segregación cromosómica y determinan una severa disminucion de la fertilidad (Dobigny y cols., 2005). Así, los da-

tos apoyan la conclusión de que las diferencias cromosómicas actúan como barreras reproductivas y que esas entidades deberían considerarse especies biológicas. Como la incompatibilidad gamética impide la hibridización, estas especies se distribuyen parapátricamente, como lo predice el modelo estasipátrico de especiación.

El modelo de especiación cromosómica

La citogenética ha demostrado que los cambios cromosómicos estructurales generan efectos negativos, porque reducen la fecundidad de los heterocigotos

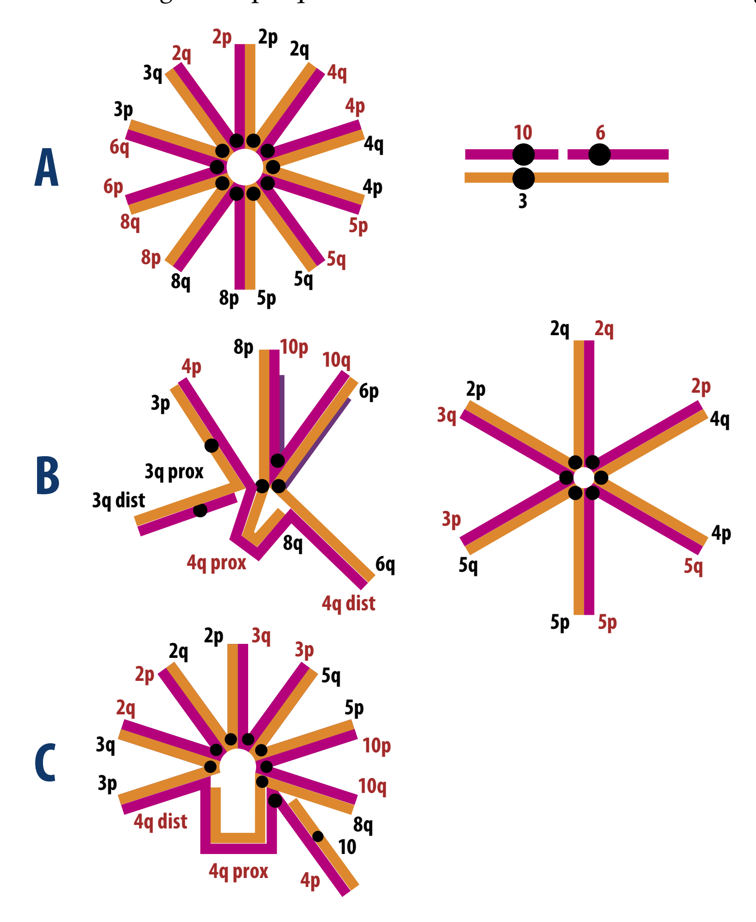


Figura 10-7 Especiación cromosómica en jerbos

Posibles configuraciones meióticas que se originan al cruzarse: **A)** *Taterillus sp.* 1 (amarillo) y *T. sp.* 2 (magenta). **B)** *T. sp.* 1 (amarillo) y *T. pygargus* (magenta). **C)** *T. sp.* 2 (magenta) y *T. pygargus* (amarillo). *(Basada en Dobigny y cols., 2005).*

(King, 1993). No obstante, casi no se consideran en el modelo de especiación alopátrico de Mayr, centrado en la subdivisión del acervo genético. En cambio, para los citogenetistas el aislamiento geográfico (alopatría) debe complementarse con los mecanismos nucleares de aislamiento reproductivo, pues allí radica el centro de la problemática especiacional (White, 1978).

Dado que las aberraciones cromosómicas pueden actuar como barreras postcigóticas, el modelo de especiación estasipátrica se ha formulado sobre esas premisas. El modelo consiste en un proceso rápido, al igual que la especiación cuántica, e involucra pocos individuos de la población parental *(p 188)*. Pero difiere del modo cuántico porque no requiere aislamiento espacial y porque sostiene que el aislamiento reproductivo es impulsado en su totalidad por la selección natural. En efecto, se supone que la selección promueve los apareamientos homocariotípicos y elimina las instancias que producen híbridos maladaptados. Al igual que en la especiación por efecto fundador o cuello de botella, la especiación estasipátrica requiere un alto nivel de endogamia porque así aumenta la probabilidad de que se formen individuos homocigotos para el cambio cromosómico.

El modelo estasipátrico sostiene que la fijación de los rearreglos cromosómicos en los distintos demos crea las barreras reproductivas que promueven la especiación dentro del área principal de distribución de la especie original. Como resultado de este proceso, las distintas formas cromosómicas se distribuirán parapátricamente, con estrechas zonas de contacto entre ellas. En estas zonas se forman los híbridos cromosómicos. El modelo no requiere presunciones con respecto a las fluctuaciones periódicas del tamaño poblacional, acerca del rango de distribución o la densidad de los individuos. Simplemente sostiene que es muy probable que los reordenamientos cromosómicos aparezcan en poblaciones pequeñas, con alto grado de endogamia.

Pero dos especies emparentadas pueden mantener el mismo complemento cromosómico. Por lo tanto, no todo el aislamiento reproductivo postcigótico se logra por reordenamientos cromosómicos. Por ejemplo, el complejo de especies homosecuenciales de *Drosophila* en Hawai mantiene patrones de bandas cromosómicas idénticas, señalando que la especiación explosiva no ha sido dirigida por alteraciones a ese nivel. Un caso similar se aprecia en la familia Felidae (gatos, leones, etc.) cuyas especies tienen cariotipos altamente similares, de 38 cromosomas bibraquiados (Wurster-Hill, 1973; O´Brien y cols., 2006). Otro ejemplo lo constituye el roedor subterráneo norteamericano, *Thomomys bottae* cuyas diferencias cromosómicas numérico-estructurales intra e interpoblacionales han permitido identificar al menos 40 cariotipos. La naturaleza polimórfica de estos reordenamientos implica que no tienen ingerencia como mecanismos de aislamiento reproductivo (Patton,

1973; Patton y Dingman, 1970). Por el contrario, en el complejo de especies de *Thomomys talpoides* existe una correlación directa entre la diferenciación cariotípica y el aislamiento reproductivo (O´Brien y cols., 2006). En los roedores sudamericanos del género *Ctenomys* (tuco-tucos) la variación cromosómica detectada interpoblacionalmente (entre 10 y 70 cromosomas) ejemplifica un caso de evolución explosiva, consistente con el modelo de especiación cromosómica (Reig y Kiblisky, 1969; Gallardo, 1979).

El mayor problema del modelo de especiación cromosómica radica en cómo se establece y disemina un reordenamiento cuando su rol funcional es desventajoso (King, 1993). En primer lugar, todo reordenamiento recién originado existe en el estado heterocigoto en las poblaciones, debido al apareamiento entre un individuo normal y uno mutado. Si sus efectos iniciales sobre la adecuación biológica fueron similares a lo que se observa actualmente, el reordenamiento debería haberse eliminado en vez de expandirse. Por otro lado, si se asume un efecto subdominante menos drástico, su eficacia como barrera disminuirá proporcionalmente y no será causa de aislamiento reproductivo. Claramente estamos enfrentados a un delicado balance, porque la efectividad de una barrera subdominante es inversamente proporcional a su probabilidad de fijación.

Un modelo poblacional que establece las condiciones necesarias para que se fije un rearreglo cromosómico fue planteado por Lande (1979). El modelo considera las inversiones y las traslocaciones que prácticamente no producen efectos fenotípicos en estado homocigoto. Está diseñado para demos locales con desventaja de los heterocigotos. Por lo tanto, la única posibilidad de fijación del rearreglo es por deriva génica en baja frecuencia, pero será favorecido en alta frecuencia. Como una alta tasa de migración interdémica evita que se establezca el rearreglo cromosómico, el proceso debe ocurrir en aislamiento geográfico. Una vez establecido en la población local, la diseminación del rearreglo a otros grupos similares se produce por extinción local y colonización aleatoria. Se requiere además que el tamaño poblacional sea reducido, lo que implica altos niveles de endogamia.

Los opositores a la especiación cromosómica sostienen que las diferencias no deben interpretarse *a priori* como causales de especiación, sino como consecuencia de la formación de especies. Este razonamiento implica que las diferencias cromosómicas serían un epifenómeno de la divergencia natural de las poblaciones y que reforzarían el aislamiento, pero no lo producirían.

Finalmente, otras voces sostienen que no todas las diferencias cariotípicas son el resultado de especiación estasipátrica, y podrían haber sido polimorfismos iniciales que dejaron de ser adaptativos. Los modelos de rearreglos adaptativos han centrado su énfasis en las ventajas recombinacionales de

esos cariotipos en relación a los originales. Es decir, reinterpretan el rol de la especiación como una ventaja evolutiva que acumula alelos que incrementan la adecuación biológica. No obstante, los modelos adaptativos tampoco pueden resolver el problema de la subdominancia de los heterocigotos (Livingstone y Rieseberg, 2003). Entonces, hacen hincapié en las ventajas moleculares que producen dichos cambios, como el incremento de la tasa mutacional de las proteínas. Por lo tanto, se asume que la diseminación de los alelos proteicos ventajosos se retarda si está ligada a diferencias cromosómicas ya establecidas (Navarro y Barton, 2003).

Ingeniería evolutiva y especiación cromosómica

Un excelente modelo para estudiar la especiación cromosómica lo ejemplifican las levaduras (*Saccharomyces spp.*), debido a su reproducción por esporas y porque existe gran cantidad de información genética y genómica para el grupo. Las levaduras difieren por traslocaciones recíprocas. Así, la formación de multivalentes durante la meiosis genera gametos desbalanceados y aislamiento postcigótico. En efecto, se ha reportado la producción de gametos aneuploides y reducción de la fertilidad en *S. cereviciae* y *S. bayanus* (Fischer y cols., 2000).

La imposibilidad de poner a prueba el rol de los rearreglos cromosómicos, en el aislamiento reproductivo, ha sido la pesadilla de los proponentes de la especiación cromosómica. Desde una perspectiva hipotético-deductiva, si los cambios cromosómicos son causa de aislamiento reproductivo, su reversión debería (teóricamente) restablecer la formación de gametos libremente. El desarrollo tecnológico reciente permitió poner a prueba esta hipótesis, cuando se realizaron experimentos de manipulación cromosómica en *S. cereviciae* y *S. mikatae*. Estas dos especies difieren cariotípicamente por traslocaciones en los cromosomas VI y VII e inversiones múltiples que se traducen en barreras meióticas infranqueables. Con el fin de establecer si el aislamiento reproductivo se debía a las diferencias cromosómicas, se efectuó una serie de manipulaciones genéticas que permitieron revertirlas. Así, se originaron cromosomas con secuencias génicas colineares, como se supone que se disponían antes de los rearreglos. De acuerdo a las predicciones, una vez logrado ese *genoma sintético* se obtuvo gran producción de esporas híbridas y descendencia viable, demostrándose así experimentalmente el rol de las traslocaciones como mecanismo que refuerza o genera aislamiento reproductivo (Delneri y cols., 2003). Aunque todavía quedan muchas interrogantes por dilucidarse, el trabajo ha sido de mucho impacto, pues es el único ejemplo que ha demostrado el rol de los cambios cromosómicos en la especiación.

Especiación por poliploidía

La poliploidía es una categoría diferente de especiación cromosómica porque produce duplicación de todo el material genético en forma súbita (Teichmann y Babu, 2004; Comai, 2005) y genera especiación instantánea cuando los progenitores quedan aislados reproductivamente de sus descendientes (Ramsey y Schemske, 2002). Por ejemplo, un tetraploide originado por endorreduplicación genómica a partir de dos diploides, producirá gametos diploides. Estos, al unirse a gametos haploides (provenientes de los diploides originales), producirán individuos triploides estériles (King, 1993). Sin duda que el nivel de ploidía actúa como un mecanismo de aislamiento postcigótico en estos casos.

Los complejos de especies poliploides pueden exhibir distintos niveles de ploidía, dependiendo del grado de retrocruzas parentales. Si se originan por duplicación de un mismo genoma, se denominan *autopoliploides.* Se denominan *alopoliploides* aquellos organismos derivados de la fusión de genomas parentales de diferentes especies. Los alopoliploides generalmente exhiben un patrón meiótico diploidizado, con formación de bivalentes. Los autopoliploides, en cambio, exhiben diversos grados de asociaciones multivalentes en la meiosis (Soltis y Soltis, 2000). Su estabilidad citológica y perpetuación depende de la regularidad meiótica. En general, la formación de bivalentes produce gametos balanceados, mientras que la formación de multivalentes origina serios problemas de segregación y, por consiguiente, esterilidad. Dependiendo del grado de parentesco entre las especies que forman un alopoliploide, se formarán más o menos complejos multivalentes.

La formación de híbridos triploides derivados de los apareamientos 2n x 4n llevó a creer que la poliploidía era un saco evolutivo ciego, incapaz de seguir evolucionando. No obstante, la poliploidía es la forma predominante de especiación en las angiospermas, donde aproximadamente 50% de sus especies derivan de duplicaciones genómicas. Un cálculo sencillo nos dará una idea del rol que ha jugado la poliploidía en la evolución de los eucariontes. Tengamos en consideración que existen aproximadamente 1.224.751 especies animales y 248.428 vegetales (Freeman y Herron, 1998). Considérese además que 90% de las 10.000 especies de Pteridophyta y 50% de las 220.000 especies de angiospermas son poliploides (Soltis y Soltis, 1999). Al analizar estas cifras, resulta que alrededor del 45% de los vegetales son poliploides. Pero si se consideran todos los eucariontes, alrededor del 8% serían poliploides. Claramente este mecanismo no es un saco evolutivo ciego, sino una forma muy eficiente de especiación por hibridización de linajes.

Existen ventajas adaptativas asociadas al aumento del tamaño del geno-

ma por duplicación cromosómica total (Otto y Whitton, 2000; Teichmann y Babu, 2004). Las duplicaciones genómicas producen reclutamiento de muchos genes redundantes hacia nuevos roles funcionales y abren así la posibilidad de crear novedades evolutivas mediante nuevas alternativas de control epigenético (Pikaard, 2001; Comai, 2005) *(p 419)*. Además, los poliploides tienen una tasa de fertilización más alta que la de sus ancestros diploides, son

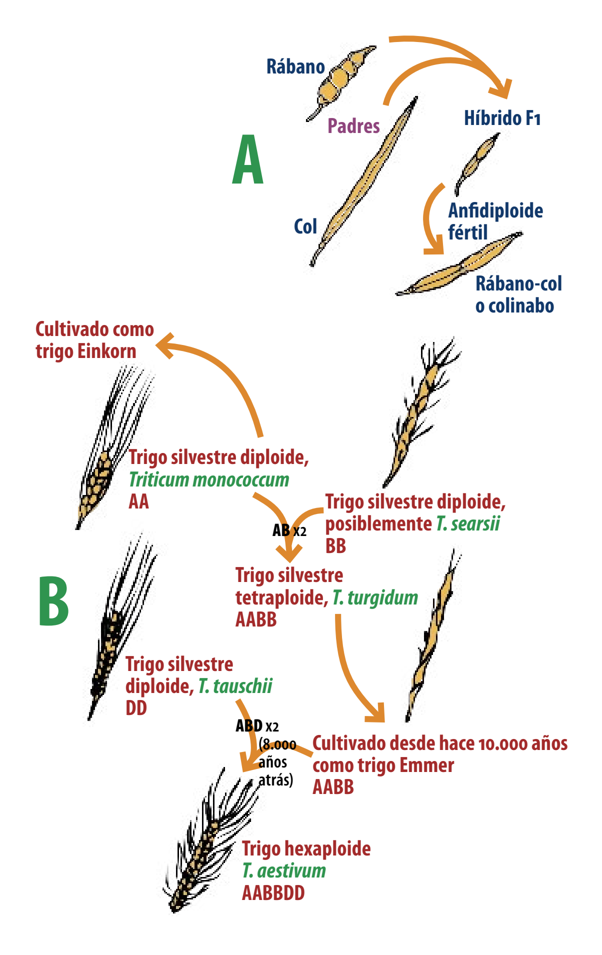


Figura 10-8 Origen de poliploides

A) Formación del rabanocol *(Raphanobrassica sp.)* a partir de sus ancestros, rábano *(Raphanus sp.)* y col silvestre *(Brassica campestris)*. **B)** Evolución del genoma del trigo por alopoliploidía. Los distintos genomas del trigo hexaploide (AABBDD) provienen de cruzamientos entre especies diploides que originan una especie tetraploide, *Triticum turgidum* (AABB). El cruzamiento de esta especie tetraploide con el diploide, *Triticum tauschi* (DD) da origen al trigo actual, que contiene tres genomas distintos (AABBDD).

colonizadores más eficientes y experimentan rápidos ajustes epigenéticos. Estos ajustes aseguran la homeostasis organísmica, como se ha demostrado en angiospermas y helechos poliploides (Gastony, 1991; Song y cols., 1995).

En las Crucíferas (repollos, rábanos, etc.) hay tres especies involucradas en el origen del colinabo, mediante hibridización interespecífica (alopoliploidía). Por ejemplo, el género *Raphanus* (rábano; 2n = 18) puede hibridizar con el género *Brassica* (col, 2n = 18) y producir híbridos estériles. Pero si esta hibridización es seguida de duplicación cromosómica, se produce el colinabo (*Raphanobrassica*), con 36 cromosomas *(Figura 10-8A).* Otro ejemplo paradigmático de especiación por poliploidía lo constituye el trigo *(Figura 10-8B).*

Muchas otras especies esenciales en nuestra dieta diaria son poliploides con diferentes niveles de duplicación genómica *(Tabla 10-1).* Desde hace décadas se conoce el efecto *gigas*, que se manifiesta en semillas y órganos florales más grandes, en los poliploides (Stebbins, 1971). Los mejoradores genéticos de especies de importancia económica han desarrollado alopoliploides que combinen las características individuales de ambos progenitores y produzcan mayor rendimiento. Por ejemplo el *Triticale* (2n=56) se formó por polinización del trigo (*Triticum*, 2n=42) con el centeno (Secale, 2n=14) para aprovechar la alta productividad del primero y la extremada resistencia fenotípica del último. La especiación por poliploidía en el trigo está bien estudiada (Shaked y cols., 2001) y la vía consensual de su evolución ha producido trigos hexaploides, como se bosqueja en la *Figura 10-8B.* La evidencia arqueológica indica que el tetraploide *Triticum turgidum* (AABB) se cultivaba en Mesopotamia y en los valles del río Nilo, hace 10.000 años. La hibridización que originó *T. aestivum* habría ocurrido en el sur de Rusia y norte de Irán hace unos 8.000 años, ya que la especie ancestral *T. tauschii* se encuentra solo en dicha región.

La poliploidía también se ha descrito en varias especies de vertebrados partenogenéticos sin cromosomas sexuales, aunque su rol es menos importante que en plantas (Otto y Whitton, 2000). En los mamíferos, la duplicación genómica se considera prácticamente imposible, debido a las disrupciones que provoca en el mecanismo de compensación de dosis y de determinación del sexo (Orr, 1990; Otto, 2007). Por ejemplo, los poliploides humanos muestran múltiples malformaciones y son generalmente abortados antes del tercer mes de gestación; los que nacen mueren a los pocos meses (Guc-Scekic y cols., 2002; Baumer y cols., 2003).

El hallazgo de tetraploidía en la rata vizcacha colorada (*Tympanoctomys barrerae,* Octodontidae) destronó la creencia en que la poliploidía era imposible en mamíferos (Gallardo y cols., 1999). Este roedor de 102 cromosomas bibraquiados tiene un tamaño genómico estimado de 16,8 y 8,7 pg ADN en sus células somáticas y germinales, respectivamente *(Figura 12-3 A y B).* Estos va-

lores duplican las estimaciones de 8 pg ADN obtenidas para otros roedores y mamíferos en general (Gallardo y cols., 2003). La rata vizcacha colorada presenta, además, inactivación de uno de los dos pares cromosómicos NOR. Este fenómeno de diploidización funcional, denominado *dominancia nucleolar,* es propio de híbridos diploides y organismos alopoliploides *(p 395).* Por lo tanto, sugiere que la rata vizcacha colorada se formó por hibridización interespecífica (Gallardo y cols., 2006; 2011). Al parecer, la adaptabilidad y fecundidad de este tetraploide están directamente relacionadas con su origen híbrido; en cambio, los autopoliploides humanos son completamente maladaptados y mueren indefectiblemente (Nakamura y cols., 2003).

Autopoliploides			
Nombre vulgar	*Nombre científico*	*Número básico (X)*	*Número diploide (2n)*
Papa	*Solanum tuberosum*	12	**48**
Café	*Coffea arabica*	11	**22, 44, 66, 68**
Banana	*Musa sapientum*	11	**22, 33**
Alfalfa	*Medicago sativa*	8	**32**
Maní	*Arachis hypogea*	10	**40**
Batata	*Ipomoea batata*	15	**90**
Alopoliploides			
Tabaco	*Nicotiana tabacum*	12	**48**
Algodón	*Gossypium hirsutum*	13	**52**
Trigo	*Triticum aestivum*	7	**42**
Avena	*Avena sativa*	7	**42**
Caña de azúcar	*Saccharum officinarum*	10	**80**
Fresa	*Fragaria grandiflora*	7	**56**
Ciruela	*Prunus domesticus*	8	**16, 24, 32, 48**
Manzana	*Malus sylvestris*	17	**34, 51**
Pera	*Pyrus communis*	17	**34, 51**

Tabla 10-1 Vegetales poliploides

Algunos vegetales autopoliploides y alopoliploides de importancia comercial. El número cromosómico básico se designa por X.

Transformación de los sistemas de determinación del sexo

La determinación del sexo es fundamental en el desarrollo organísmico, es responsable de la herencia del género y regula la proporción de machos y hembras (Uller y cols., 2007). Demográficamente, la proporción de sexos afecta al tamaño poblacional efectivo (*Ne*; Wright, 1978), de manera que una población de 100 individuos, con una proporción de sexos 1:9, tiene el mismo tamaño poblacional efectivo que una población de 36 individuos y una proporción de sexos 1:1. Se supone que la proporción de sexos evolucionó por selección hacia la estabilización, para maximizar la probabilidad de encuentro entre los sexos (West, 2009). Sin embargo, los mecanismos de determinación del sexo muestran fuertes desviaciones según el grupo taxonómico que se trate. La producción de dos sexos es un rasgo heredado del ancestro común de los bilaterios celomados (Haag y Doty, 2005). Pero como su especificación molecular no es conservada, la diferenciación sexual sería un rasgo antiguo y potencialmente homólogo entre los linajes. No obstante, su especificación molecular tendría orígenes múltiples y complejos.

La determinación del sexo puede ser genética, establecida por cromosomas sexuales, genes autosómicos o haplodiploidía. En este último caso, los himenópteros y otros insectos generan hembras diploides y machos haploides. La determinación ambiental del sexo es influida por la temperatura (como en tortugas y cocodrilos) o por la densidad poblacional (Valenzuela y Janzen, 2001).

Uno de los sistemas genéticos más comunes es mediante determinación cromosómica, donde las hembras (como en las aves) o los machos (como en los mamíferos) son heterogaméticos (ZW/ZZ, XY/XX; Graves, 2006). Se postula que la condición heterogamética se derivó de la diferenciación de los cromosomas sexuales a partir de un par de autosomas, con degradación, diferenciación del cromosoma W (o Y), más pérdida de la recombinación intercromosómica. Esta degradación por acumulación de mutaciones recesivas corresponde al *Trinquete de Muller.* Se supone que la falta de recombinación entre los cromosomas sexuales habría evolucionado a fin de evitar que se entremezclaran los elementos masculinizantes con los feminizantes. Así, se mantiene la diferenciación genética y se evitan la inviabilidad y esterilidad debidas a conflictos intragenómicos.

Las investigaciones genéticas en *Drosophila melanogaster* y *Caenorhabditis elegans*, han determinado que el sexo en estos invertebrados se deriva de la proporción entre el número de cromosomas X y la dotación de autosomas (X/A). En estos modelos, la presencia del cromosoma Y es necesario para la motilidad del espermio, pero es irrelevante para la determinación sexual. Así,

cuando la proporción X/A es igual a 1, se desencadena una cascada de eventos genéticos que activan un factor de transcripción especie-específico y se sobreexpresan genes hembra-específicos (al tiempo que se reprimen los genes macho-específicos). En *Drosophila,* la activación requiere corte y empalme del ARNm mientras que en *Caenorhabditis* se activa una vía de transducción de señal. Pero aun se debate si la determinación genética del sexo es por ancestría común o convergencia.

En la mayoría de los organismos multicelulares, este proceso conlleva la existencia de dos sexos. Su importancia radica en que la recombinación meiótica aumenta la variabilidad, mientras que el desarrollo de su mecanismo se caracteriza por una cascada de eventos epigenéticos. El origen de los cromosomas sexuales se ha discutido por más de 100 años. La conclusión de que el cromosoma Y es responsable del sexo masculino, en los mamíferos euterios, se basa en las desviaciones del desarrollo, principalmente en humanos. En los marsupiales, por ejemplo, los cariotipos con constitución XO y XXY llevan a la formación de testículos, activados por los genes del Y. Los otros rasgos característicos de machos y hembras dependen de la dosis de cromosomas X. Así, el sexo gonadal es determinado por la presencia del cromosoma Y, mientras la formación de la bolsa marsupial en las hembras (o el escroto en los machos), depende de la dosis de cromosomas Y.

Se postula que el origen del heteromorfismo de los cromosomas sexuales se produjo por diferenciación de un par de autosomas, en *Drosophila.* Esta proposición, liderada por Muller, fue utilizada por Ohno para proponer el origen de los cromosomas heteromórficos en reptiles, aves y mamíferos (Ohno, 1967). Los datos de pintura cromosómica y de cartografía génica han confirmado la hipótesis de Ohno sobre la conservación evolutiva del cromosoma X (y del cromosoma Z en las aves). El tamaño y composición genética del cromosoma X representa aproximadamente el 5% del cariotipo haploide de los mamíferos.

La falta de homología entre los cromosomas de reptiles, aves y mamíferos, sentó las bases para postular que los cromosomas sexuales habrían evolucionado independientemente de diferentes pares de autosomas, hace unos 166 Ma. Sin embargo, la secuenciación del genoma de los monotremas ha descartado esta hipótesis al indicar que los cromosomas sexuales del ornitorrinco están formados por cinco pares de X e Y (Grützner y cols., 2004). Es digno de mencionar que los cromosomas sexuales del equidna son parcialmente homólogos a los del ornitorrinco. Los equidna machos tienen cuatro cromosomas Y, de modo que poseen nueve cromosomas sexuales, caracterizados por formar una cadena de translocaciones durante la meiosis. La cartografía comparada del X entre los monotremas y las aves ha mostrado cierto grado

de homología, mientras otros elementos se encuentran en los autosomas. En los marsupiales (y a diferencia de los euterios), no existe una región homóloga entre el X y el Y. Se supone que la aparición de un gen determinante del sexo en el proto cromosoma Y del ancestro mamiferoide habría incentivado una barrera para recombinación con el X (Bakloushinskaya, 2009).

Determinación cromosómica del sexo en mamíferos

Molecularmente, el cromosoma Y no es un cementerio genético, sino una entidad activa con funciones complejas, donde existen amplicones, transposones y genes degenerados provenientes del cromosoma X. Los amplicones del Y presentan una estructura palindrómica que ayuda en la conversión génica y permite reparar mutaciones en genes duplicados del mismo *locus*. Así se reduce la divergencia entre las copias.

Uno de los más importantes genes relacionados con el sexo corresponde al *Sry*, un gen maestro de copia única, ubicado en el brazo corto del cromosoma Y. Codifica un factor de transcripción que induce el desarrollo de testículos a partir de la gónada embrionaria indiferenciada (Wallis y cols., 2008). La proteína SRY actúa como un factor de transcripción para múltiples genes que desencadenan el proceso de diferenciación sexual. En las células embrionarias, induce la proliferación celular y acelera el crecimiento de los machos en relación a las hembras. La sobreexpresión del gen *Sry* en las pre-células de Sertoli marca el inicio de la diferenciación testicular. En ausencia de *Sry* las gónadas se desarrollan como ovarios. Pero en los prototerios no existe un homólogo del *Sry* y se desconoce cómo se inicia la cascada de diferenciación sexual (Warren y cols., 2008). En las ratas espinosas del género *Tokudaia*, el sexo es determinado en ausencia del Y como también, del *Sry*. En este caso, el sistema XO genera machos y hembras (Nakamura y cols., 2007).

Determinación del sexo sin *Sry* y sin cromosoma Y

Algunas especies de roedores *(e.g., Ellobius lutescens,* 2n= 17, X0-X0) carecen de este gen, así como las ratas espinosas *Tokudaia osimensis* (2n =25 X0-X0; Sutou, 2001). En esta última especie, algunos genes *(Zfy)* se han traslocado al X. En relación a *Ellobius,* se ha descrito tres tipos de determinación del sexo (XX-XY, X0-X0, y XX-XX) y la búsqueda del *Sry* y *Zfy* confirmó su pérdida completa. Además, los genotipos 0-0 y X-X son inviables, persistiendo solamente el 50% de la descendencia, con genotipo X0. Así, esta especie es

peculiar porque los machos con un cromosoma X adicional son usualmente estériles, de modo que la asociación XY se requiere para completar la meiosis. En la meiosis de las hembras se encuentran activos los dos cromosomas X. La inexistencia del Y es aun enigmática y se ha aventurado que podría tener una ventaja selectiva al evitar el trinquete de Muller. Sin embargo, cabe preguntarse por qué hay tan pocas especies sin Y, si esa estrategia es tan beneficiosa (Bakloushinskaya, 2009).

Compensación de dosis e inactivación del cromosoma X en mamíferos euterios

Las marcas epigenéticas no implican cambios en las secuencias del ADN. La inactivación somática del cromosoma X en las hembras (XCI en inglés) y la inactivación meiótica de los cromosomas sexuales en machos (MSCI) son los procesos epigenéticos más trascendentes en mamíferos (Lyon, 1998). Ambos procesos están relacionados con el heteromorfismo de los cromosomas sexuales debido a la diferenciación y posterior degradación del cromosoma Y. Pero aunque puedan tener una base evolutiva común, los mecanismos que inducen el silenciamiento son diferentes y tienen distintas repercusiones celulares.

La compensación de dosis en mamíferos es un proceso por el cual se inactiva al azar uno de los dos cromosomas X en las hembras. Si este mecanismo falla, generalmente se producen efectos letales en el desarrollo embrionario. Las presiones selectivas para igualar la expresión génica de los elementos ligados al sexo ha ido acompañada de degeneración del cromosoma Y.

La compensación de dosis en los marsupiales hembra se logra por inactivación del X paterno. Consensualmente se estima que esta forma de inactivación es ancestral respecto al mecanismo de inactivación aleatoria de los placentados. En las hembras de mamíferos euterios, el cromosoma X paterno se inactiva en la espermatogénesis y se reactiva al inicio del desarrollo embrionario. Por lo tanto, los embriones femeninos tienen ambos X activos al formarse el cigoto. Posteriormente, se produce inactivación genética aleatoria de uno o más cromosomas X, dependiendo de la constitución cromosómica. Una vez que se establece la inactivación, el proceso se mantiene clonalmente. El cromosoma X inactivo es silenciado casi totalmente, exceptuando ciertos genes. El material genético del X inactivado se mantiene condensado durante la interfase y se evidencia citológicamente como el corpúsculo de Barr. El X inactivo presenta además, replicación tardía, metilación de los residuos de citocina del ADN, hipoacetilación de la histona H4 y expresión de transcritos específicos *(Xist).*

La inactivación al azar se controla por un *locus* muy complejo conocido como el centro de inactivación del X (XIC). En los embriones femeninos, existe

un gen no codificante (XIST) que se transcribe a partir de XIC y *envuelve* al cromosoma en *cis* para iniciar el silenciamiento de la mayoría de sus genes. Se cree que la diseminación de la señal de inactivación se promueve por elementos trasponibles (LINE/L1); pero la zarigüeya (marsupial) no posee el homólogo XIST de los euterios, a pesar de ser una región altamente conservada que debería ser fácilmente detectable. Así, los LINE/L1 parecerían no ser el factor crítico de la inactivación del X en los marsupiales (Mikkelsen y cols., 2007). Estudios recientes señalan que XIC está formado por varios elementos génicos (Xpr, Xist, Tsix/Xite). La región Xpr promueve el apareamiento de los dos cromosomas X durante el inicio del proceso de inactivación. Así, XIC puede captar la presencia de más de un cromosoma X para iniciar la inactivación. En el caso de los machos, tal apareamiento no se produciría por falta de homología y, por lo mismo, no habrá inactivación (Augui y cols., 2007).

La pérdida de genes funcionales en el cromosoma Y produce un desbalance en la dosis de producto génico entre machos y hembras. Al mismo tiempo, en los machos evolucionó un mecanismo compensatorio mediado por sobreexpresión de los genes del cromosoma X. La compensación por sobrexpresión también se ha observado en *Drosophila* y *Caenorabditis* (Deng y cols., 2011; Pessia y cols., 2012). La compensación de dosis génica inactiva aleatoriamente uno de los cromosomas X en las células somáticas de las hembras de mamíferos euterios. El mecanismo da como resultado la paridad transcripcional de los genes ligados al X. La inactivación se inicia durante un breve período de la embriogénesis temprana. El proceso en cascada es complejo y sobrepasa los objetivos de este texto. Posteriormente, el X inactivo se heterocromatiniza y se replica tardíamente. Además, se produce metilación de las lisinas, hipoacetilación de las histonas H3 y H4, metilación de las islas CpG en el DNA y concentración de la variante histónica macro H2A1. Estas modificaciones se mantienen estables y el estado inactivado se transmite clonalmente de ahí en adelante. La inactivación meiótica incluye la asociación, sinapsis, recombinación y posterior segregación cromosómica *(Figuras 10-9 y 10-10).*

El heteromorfismo de los cromosomas sexuales genera regiones asinápticas durante el paquiteno. Estas inducen el reclutamiento de una serie de proteínas que desencadenan la inactivación transcripcional de los cromosomas XY (MSCI) en los espermatocitos. A partir del paquiteno, esta estructura se reconoce como *cuerpo sexual* y corresponde a un dominio de cromatina condensada diferencialmente. Este rasgo es característico de los cromosomas sexuales heteromórficos de aves y mamíferos.

Durante el paquiteno, la cascada de eventos que desencadena la MSCI se inicia con la persistencia de roturas de doble hebra en el ADN replicado en las regiones asinápticas. Esto desencadena la acumulación de proteínas de repa-

ración y fosforilación histónica. Las regiones asinápticas del bivalente sexual se mantienen durante el paquiteno y desaparecen al final de la profase I. Estos eventos percuten la incorporación de variantes histónicas que excluyen la ARN polimerasa II y suscitan el silenciamiento transcripcional de los genes de los cromosomas sexuales. La inactivación continúa en la post-meiosis y después de la fertilización. Los cromosomas sexuales derivados de los machos se activan y se borran sus marcas epigenéticas. Posteriormente se inicia la inactivación somática al azar del cromosoma X en las células embrionarias de las hembras.

El proceso meiótico también puede desencadenar apoptosis de los meiocitos cuando hay errores durante la división. Su punto de control paquiténico evita la producción de gametos defectuosos por expresión de genes de los cromosomas sexuales que activan las rutas apoptósicas. Así, los mecanismos de control germinal, durante la inactivación de los cromosomas sexuales, representan la principal barrera que deben sobrepasar los mamíferos con más de dos cromosomas sexuales. En tal sentido, las aneuploidías de dichos cromosomas en humanos y ratones generan infertilidad y revelan la complejidad

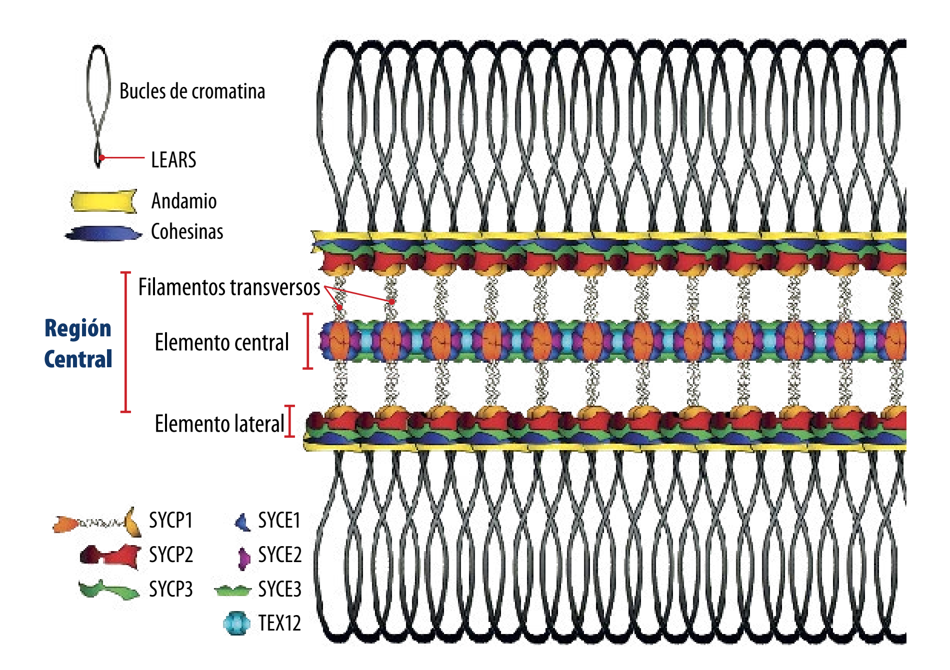


Figura 10-9 Estructura del complejo sinaptonémico

Señalando los elementos centrales y laterales, así como las proteínas que se distribuyen a lo largo del complejo *(ilustración gentileza* de *Roberto de la Fuente).*

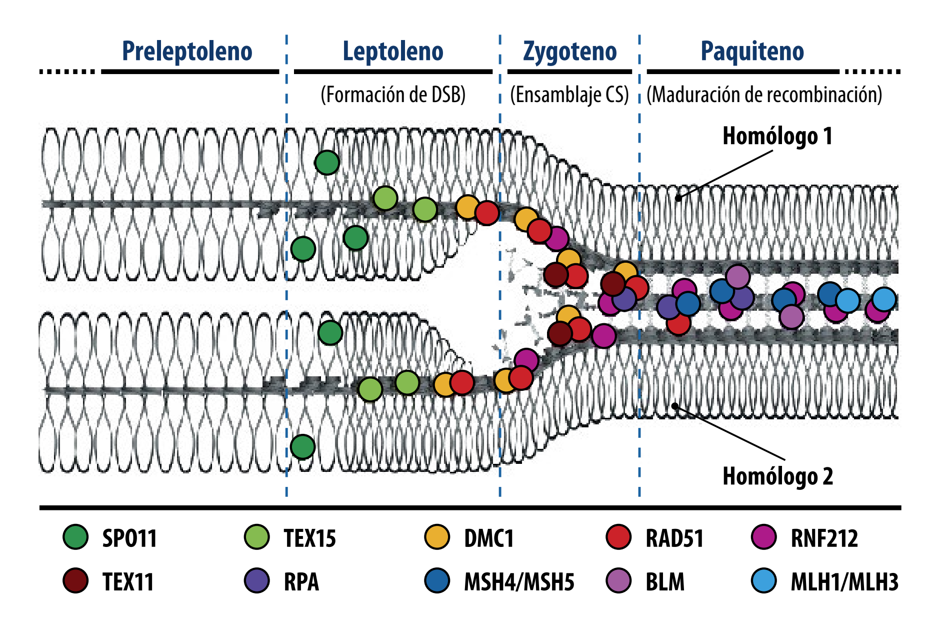


Figura 10-10 Citología de los eventos de recombinación
A través del proceso meiótico se detallan las proteínas que se activan durante la recombinación *(ilustración gentileza de Roberto de la Fuente).*

y diversidad de los mecanismos epigenéticos que rodean la MSCI en su inducción del silenciamiento de la cromatina sexual.

Estimación del número cromosómico ancestral de los vertebrados

A fin de reconstruir el cariotipo ancestral de los vertebrados, los peces brindan información muy valiosa, porque son el grupo basal más cercano al ancestro común de todos ellos. Varios peces, cuyo genoma se ha secuenciado, han experimentado duplicación genómica. Por tal razón, se usó la levadura *Kluyveromyces waltii* como grupo externo. Si dos especies de peces tienen segmentos en distintos cromosomas, se deduce que su genoma está formado por cromosomas pareados, provenientes de proto-cromosomas individuales, presentes en el ancestro hipotético. La variación de los números cromosómicos en los teleósteos es estrecha, con 58% de las especies compartiendo 2n = 48-50, de modo que su complemento haploide es n = 24-25. El análisis bioinformático de los grupos de ligamiento de los genes duplicados determinó que los peces (incluyendo los tetrápodos) habrían compartido 12 grupos de ligamiento (cromosomas). Se concluye, además, que la evolución posterior

habría progresado por inversiones y, ocasionalmente, por traslocaciones de ese cariotipo ancestral (Postlethwait y cols., 2000). Se estima que el origen del protocariotipo se produjo hace 320 a 350 Ma atrás. El genoma completo del pez globo, *Tetraodon nigroviridis* (2n = 42), corrobora la conservación de sintenia doble en 12 grupos cromosómicos básicos que no difieren significativamente del contenido génico de un vertebrado actual. Este cariotipo ancestral muestra un alto grado de reordenamientos intercromosómicos que se han estabilizado en el linaje de peces actuales, de 42 cromosomas *(Figura 10-11)*. La comparación entre el genoma del pez cebra *(Danio rerio)* y el genoma humano muestra grandes zonas de sintenia, pero también muchos rearreglos intercromosómicos. Hay un exceso de fisiones en relación a las fusiones y una verdadera explosión de elementos transponibles asociados a los cuatro grupos cromosómicos principales de los mamíferos (2n = 38, 42, 44 y 48; Naruse y cols., 2004).

Recientemente, hubo nuevos avances en la reconstrucción del protoca-

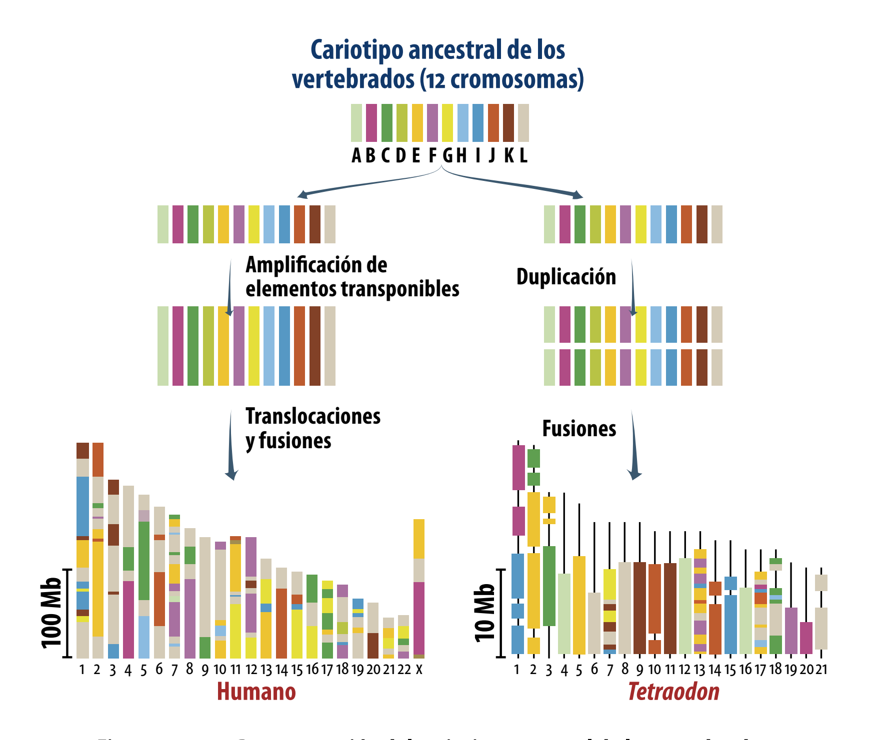


Figura 10-11 Reconstrucción del cariotipo ancestral de los vertebrados
Estudio realizado en base a las regiones ortólogas del genoma de *Tetraodon nigroviridis* y del genoma humano. Nótese la profusión de amplificaciones derivadas de la activación de elementos transponibles *(Basada en Jaillon y cols., 2004).*

riotipo de los vertebrados mediante pintura cromosómica electrónica. Para ello, se usaron organismos cuyos genomas están secuenciados (humanos, gallinas, pez cebra y pez globo verde). El análisis de las sintenias conservadas en esos vertebrados corrobora los datos previos al recobrarse un cariotipo formado por 12 protocromosomas *(Figura 10-12)*. Este evento habría ocurrido hace unos 450 millones de años. Al igual que en el análisis de parálogos, la pintura cromosómica comparada muestra que las traslocaciones han sido responsables de la divergencia cariotípica que heredaron los vertebrados

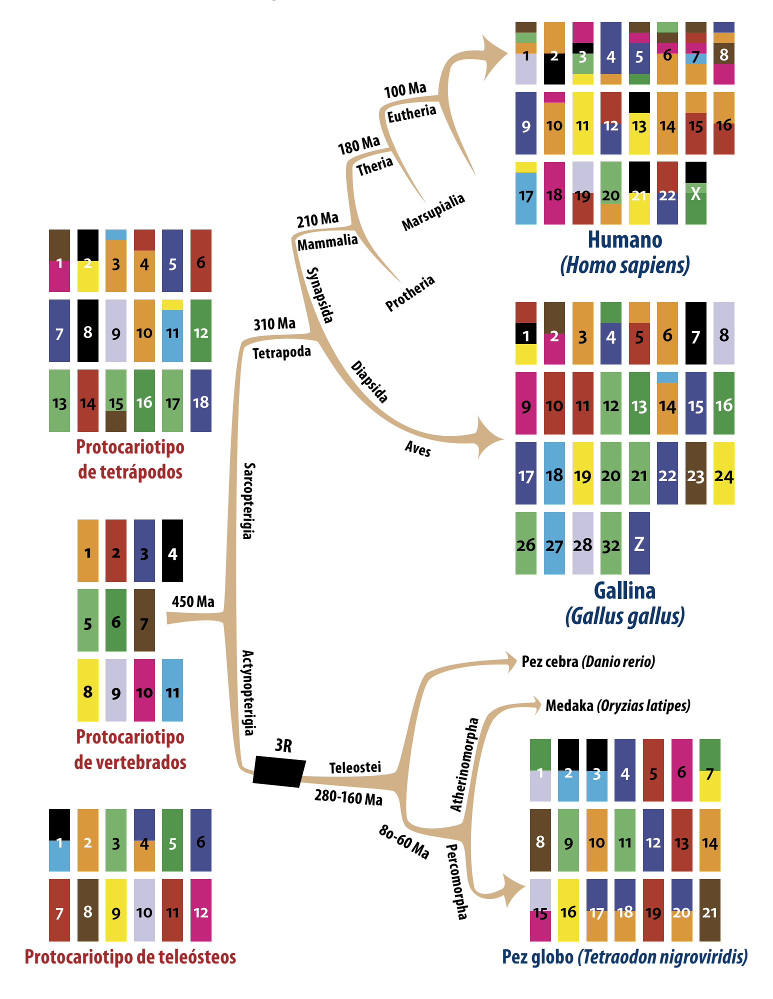


Figura 10-12 Reconstrucción citogenética del cariotipo ancestral de los vertebrados
Reconstrucción en base a pintura cromosómica. Se indica el tiempo estimado en que habrían ocurrido los principales eventos de duplicacion genómica en la evolución del grupo. Se incluye la tercera ronda de duplicación genómica total (3R) en los teleósteos *(Basada en Kohn y cols., 2006)*.

terrestres hace 310 Ma (Kohn y cols., 2006). La reconstrucción genómica del cariotipo ancestral de los mamíferos equivale al registro fósil de los eventos verticales más importantes ocurridos en el genoma.

El análisis de sintenia conservada, entre humanos, rata y ratón, indica que seis cromosomas humanos y 10 de la gallina se han preservado en el ancestro de los mamíferos. En cambio, dicho ancestro solo ha conservado la sintenia del cromosoma X de los roedores. Estos resultados coinciden con aquellos derivados de la secuenciación genómica, al mostrar una mayor frecuencia y variabilidad de reordenamientos en los roedores, en relación a otros mamíferos. Por ejemplo, el análisis del cromosoma Z de las aves muestra un solo segmento sinténico proveniente del protocromosoma sexual ancestral. En cambio, el cromosoma X de los mamíferos es un mosaico formado por tres segmentos protocromosómicos de diferente origen. El cariotipo humano muestra muchos ordenamientos internos, incluyendo el cromosoma X. En una mirada global a los vertebrados, el cariotipo de las aves y de los peces muestra mucho más conservación evolutiva que el cariotipo humano, considerado inicialmente uno de los más conservados (Kohn y cols., 2004, 2006).

Capítulo 11

Transformaciones Moleculares y Genómicas



El estudio de la evolución molecular comprende los procesos que dan cuenta de las tasas de sustitución de ácidos nucleicos y proteínas y su aplicación en la reconstrucción filogenética de los seres vivos. El advenimiento de la secuenciación de genomas completos ha abierto una nueva ventana para escudriñar la estructura y función génica ligada al ADN y las proteínas. Curiosamente, el ADN genómico no codificante es la fracción que más aumenta a medida que los organismos se hacen más complejos. Esta falta de correspondencia explica por qué hay un desacople entre el tamaño del genoma y la complejidad organísmica. Pero también indica que no entendemos el rol de las secuencias repetitivas, que constituyen aproximadamente la mitad de los genomas de plantas y animales.

Para la teoría sintética, las mutaciones son la fuente última de variabilidad genética y sus efectos sobre los genes estructurales, aunque infinitesimales, en el tiempo producen efectos notables. Pero los avances en biología molecular y genómica desestiman la importancia de las mutaciones puntuales, destacando el rol de las duplicaciones génicas y genómicas en la aparición de las novedades evolutivas y el aumento de la complejidad organísmica mediante complejización de las redes regulatorias (Meyer y Van de Peer, 2003; Van de Peer y cols., 2009). Extrañamente, la ciencia no ha asociado esta duplicación génica masiva con la huella genética de paleopoliploidía (Sémon y Wolfe, 2007). Considerando que aproximadamente 10% de todos los eucariontes son poliploides o paleopoliploides, las duplicaciones genómicas ancestrales sin duda han tenido un gran impacto en la diversificación biológica. El material

genético duplicado puede divergir por neofuncionalización o por eliminación física desde los cromosomas.

La alta tasa de sustitución molecular, sumada al exceso de heterocigosis y polimorfismos, condujo a formular la Teoría Neutral de Evolución Molecular (Kimura, 1983). En efecto, si las tasas son tan altas, significa que sus efectos no son detectados por la selección. Así, sus seguidores sostienen que no es la selección natural sino la mutación y la deriva génica la dupla de factores que explican la variabilidad molecular intraespecífica. Además, si asumimos que la evolución molecular es neutra, los cambios suceden a una tasa más o menos constante en el tiempo. Esta relación directa entre tasas y tiempo constituye el meollo de la *hipótesis del reloj molecular,* que sirve como cronómetro biológico para intercalibraciones o bien para datar eventos que no tienen un registro fósil completo.

Teoría neutral de evolución molecular

El neutralismo (Kimura, 1983) no niega el rol de la selección natural en el desarrollo de las adaptaciones y en la remoción de las mutaciones deletéreas. Por el contrario, afirma que la mutación y la deriva génica son suficientes para explicar la excesiva variabilidad molecular observada en las variantes selectivamente neutras o casi neutras. El neutralismo tampoco implica que la variabilidad sea basura genética, sino que las variantes tienen igual función.

Las observaciones que sirvieron de antecedentes para postular el neutralismo evolutivo fueron los siguientes:

1) La tasa de sustitución aminoacídica (por año) es muy uniforme en proteínas de diferentes organismos. Según los neutralistas, esta tasa ($1,5 \times 10^{-9}$) es demasiado alta para ser explicada solo por selección natural y, por lo tanto, es factible que sus efectos sean prácticamente nulos.

2) Si se extrapolan las sustituciones nucleotídicas (análogas a las sustituciones aminoacídicas) al genoma haploide de los mamíferos, aquellas as se distribuyen aleatoriamente con una tasa muy alta (al menos una sustitución nucleotídica/mutante/genoma/2 años).

3) Se apreció una correlación directa entre el tiempo transcurrido y la tasa de cambio molecular (hipótesis del Reloj Molecular). Esta correlación no debería ser directa si la selección natural actuase en forma efectiva sobre la tasa de sustitución. Pero si el cambio es neutro, se espera una correlación directa, como se ha observado en muchos genes.

4) La variabilidad genética estimada por la tasa de heterocigosidad y de polimorfismo (10-20%) parece ser demasiado alta si la evolución molecular

fuese dirigida solamente por la selección. Probablemente, la selección no actuó sobre esos parámetros por ser prácticamente neutros.

La teoría neutral no tiene su énfasis en la neutralidad *per se,* sino en la mutación y la deriva aleatoria como sus principales pilares explicativos. Para que el comportamiento de los genes mutantes sea controlado por la deriva génica no es preciso que sean estrictamente neutros o equivalentes en adecuación. Lo que sí requiere es que su ventaja adaptativa medida por el coeficiente de selección, *s*, no exceda el recíproco del doble del tamaño poblacional ($|s| < 1/2Ne$). El neutralismo también sostiene que la mayoría de la variabilidad intraespecífica *(e.g.,* polimorfismos proteicos) es esencialmente neutra de modo que esos genes se mantienen solo por la presión mutacional. La desaparición de esos genes es totalmente al azar y la teoría neutral, al referirse a los polimorfismos como transientes, sostiene que existen mientras se completa el proceso de eliminación.

Para el neodarwininismo, la fijación de un alelo y su eliminación (si es deletéreo) se produce por selección natural. En cambio, para los neutralistas, los alelos casi neutros se fijan aleatoriamente por deriva génica, pero se eliminan por selección natural. En otras palabras, los seleccionistas invocan un solo mecanismo para la eliminación o fijación de una mutación, mientras los neutralistas invocan dos mecanismos.

Los seleccionistas explican los polimorfismos por heterosis, que es la ventaja adaptativa del genotipo heterocigoto respecto de los homocigotos. Supongamos que una enzima dada, relacionada con la adecuación biológica, tiene dos alelos. El alelo A_1 confiere mejor desempeño catalítico entre 35ºC y 37ºC, mientras el alelo A_2 lo confiere entre 37ºC y 38ºC. Por lo tanto, se supone que el heterocigoto conferirá mayor adecuación que cualquiera de los homocigotos, porque otorga un rango de variación adaptativa más amplio (35-38ºC). Para los neutralistas, los polimorfismos son una etapa transiente y por ello rechazan su naturaleza adaptativa (Kimura, 1983).

Para el neutralismo, las diferencias en la tasa de sustitución y niveles de heterocigosidad (inter o intragénica) derivan del porcentaje de la fracción mutacional que es selectivamente neutra. Ello debido a que las mutaciones beneficiosas son muy raras, y las que no son neutras muy probablemente son deletéreas (Nei y Kumar, 2000). La selección contra estas mutaciones deletéreas se denomina *selección purificante* y, para la mayoría de los evolucionistas, es la forma que predomina en la eliminación a nivel molecular. Actualmente sabemos que la selección purificante varía considerablemente entre los distintos sitios del ADN. Algunas mutaciones alteran la secuencia de aminoácidos y otra fracción no lo hace. La relación Ka/Ks es la proporción de divergencia en los sitios de reemplazo de aminoácidos (Ka) en relación a los

sitios sinónimos (Ks). De modo que si Ka/Ks ≈ 1, la divergencia es neutra. Si Ka/Ks >1, la región codificante está sujeta a selección. Si Ka/Ks <<1, la región codificante está bajo selección purificante. El modelo de mutación y deriva génica del neutralismo sostiene que el coeficiente de selección purificante entre diferentes proteínas es variable debido a constricción funcional. Se supone que estos genes evolucionan más rápidamente y son más robustos, con respecto a las secuencia aminoacídicas, que aquellos que evolucionan más lentamente (Bustamante y cols., 2000).

Un problema adicional en la controversia neutralistas-seleccionistas lo constituye el desconocimiento de los parámetros de las fórmulas de cálculo. Respecto de las tasas moleculares, los neutralistas las explican atribuyendo valores conjeturales al tamaño poblacional N, y la tasa mutacional, μ en la ecuación de deriva génica:

$$(H = 4N\mu/4N\mu + 1)$$

Los seleccionistas, por su lado calculan la probabilidad de fijación de una mutación con ventaja selectiva (*s*) dada una tasa *m*, que corresponde a 2*sm*. Pero los parámetros *N* y μ del neutralismo (como también *s* y *m* del seleccionismo) son desconocidos en la mayoría de los organismos (Ridley, 1996). Por lo tanto se asume un valor promedio, a menudo con una gran fluctuación. Esta imprecisión lleva a que ambas escuelas puedan explicar cualquier observación introduciendo valores apropiados a los parámetros en cuestión. Por ende, ambas serán correctas bajo cualquier circunstancia. Pero independientemente de los artificios algebraicos, los datos sugieren que ambas explicaciones tienen validez evolutiva y que las diferencias radican mayoritariamente en la preponderancia que pueda tener una u otra (Kimura, 1983).

En una revisión de la teoría neutral y del reloj molecular, se objeta que las sustituciones de aminoácidos obedezcan a selección positiva, de modo que sería necesario formular una nueva teoría (Nei y cols., 2010). En su opinión, muchos métodos no tienen bases biológicas ni estadísticas sólidas. En tal sentido, la variación adaptativa se presume dependiente de ciertos modelos matemáticos específicos cuyas presunciones están alejadas de la realidad. Por ejemplo, los métodos bayesianos se critican por poco confiables, ya que entregan una alta proporción de falsos positivos y falsos negativos. Entonces, para comprender la evolución genómica y fenotípica, se sugiere estudiar la evolución de los genes codificantes de proteínas y sus elementos reguladores en forma integrada. Solo así se podrá dar cuenta de los procesos fisiológicos y del desarrollo a nivel molecular (Nei y cols., 2010).

El ADN está en el centro de los estudios moleculares porque gran parte de su variación se deriva de errores de copia generados internamente o por influencia externa. La duplicación génica es responsable de la ganancia neta

en el número de genes, aunque el contenido de ADN por célula no tiene una relación directa con la complejidad morfofuncional de los organismos. Esta falta de asociación se conoce como la *Paradoja del Valor C.*

El Reloj Molecular

La teoría neutral sostiene que la mayoría del cambio a nivel molecular es selectivamente neutro o casi neutro. La comparación de las secuencias proteicas y del ADN, derivada de esta propiedad de las moléculas, ha sido de gran utilidad para la reconstrucción cronológica de los eventos evolutivos del planeta. La idea de que la evolución de las macromoléculas transcurre a una tasa constante en el tiempo, se conoce desde 1962, cuando se analizaron diferentes globinas en mamíferos. La relación directa entre la tasas de evolución proteica y la distancia filogenética en especies con morfologías contrastantes corresponde a la Hipótesis del Reloj Molecular *(Figura 11-1).*

Para determinar la tasa de sustitución en una secuencia nucleotídica (o aminoacídica) de dos especies que tienen un registro fósil bien documentado, se contabilizan las sustituciones que las diferencian. Luego, esta cifra se divi-

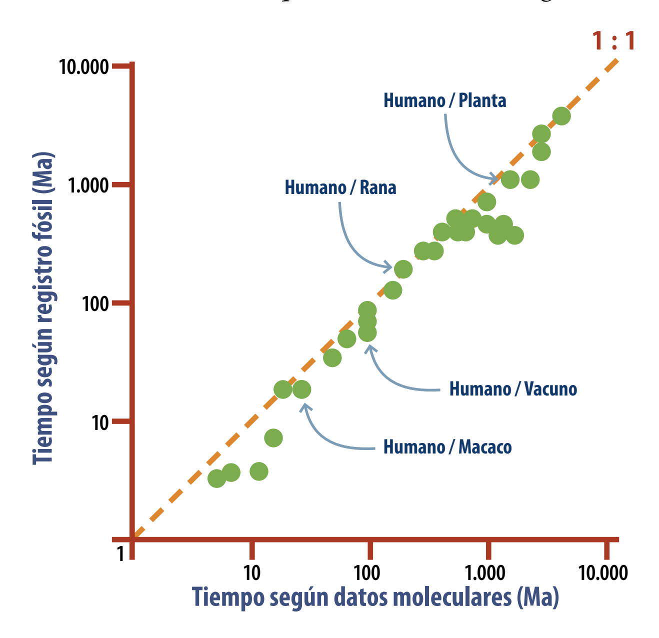


Figura 11-1 El Reloj Molecular
Indica la relación directa entre la divergencia molecular y el tiempo estimado a partir del registro fósil. Los puntos caen bajo la recta debido a que el registro fósil entrega estimaciones mínimas, que corresponden al tiempo en que fosilizó un organismo dado.

de por el tiempo de aparición de ambas especies, calibrado según el registro fósil. Así, se obtiene el tiempo de divergencia de ambos linajes. Sin embargo, las estimaciones pueden estar sesgadas si se elige una muestra limitada de organismos, porque las referencias fósiles son reducidas o porque hay una amplia variación en la tasa evolutiva de los genomas que se comparan. Si no existen datos para la calibración paleontológica, se pueden estimar los tiempos absolutos de divergencia entre las especies.

La noción de que las sustituciones moleculares tienen poco o ningún efecto sobre la función proteica y que se fijan aleatoriamente por deriva génica, no ha estado exenta de críticas. Las objeciones apuntan a que la evolución es demasiado compleja, variable e interconectada molecularmente, para que pueda resumirse a una simple función. Otra objeción es la inconsistencia del Reloj Molecular con las tasas de mutación y de sustitución nucleotídica y aminoacídica de los mamíferos. Las pocas diferencias entre humanos y canguros (euterios-metaterios) en relación a humanos y caballos (ambos euterios), contraviene la presunción de que el grado de desarrollo refleja similitud genética. También suena paradójico que los roedores hayan evolucionado mucho más rápido que los homínidos, pero más lento que otros mamíferos. Otras objeciones surgen debido a que la evolución de las albúminas en humanos y chimpancés contraviene al registro fósil. Pero la crítica estaba basada en una estimación de divergencia de 30 Ma, cinco veces más grande que lo aceptado hoy en día (Baer y cols., 2007).

Las diferentes tasas de sustitución llevaron a preguntarse si las proteínas variaban globalmente (en todas las especies) y universalmente (en todas las proteínas). La pregunta tenía sentido porque, si la evolución molecular es constante, la tasa promedio de sustitución y su varianza deberían ajustarse a una distribución de Poisson, es decir, con independencia. Los resultados permitieron concluir que, a diferencia de los elementos radioactivos, las sustituciones no eran estocásticas temporalmente y no debían usarse como relojes moleculares globales. Además se determinó que la sensibilidad del cronómetro proteico aumentaba con la tasa evolutiva y la longitud de la proteína, y también con el tiempo de divergencia evolutiva entre los linajes comparados.

Para poner a prueba la hipótesis nula de igualdad en dos linajes, se usa la prueba de las tasas relativas. Mediante su aplicación, se compara el grupo de especies en estudio con otro usado como referencia (grupo externo). La prueba no requiere que se sepa el tiempo de divergencia específico de los linajes para poder realizarla. Los resultados tuvieron un gran impacto al señalar que los errores en la replicación del ADN eran la fuente primaria de mutaciones y que las discrepancias entre los análisis multiproteicos y el registro fósil de los mamíferos obedecía a que no tenían tasas linaje-específicas. Por lo tanto, el

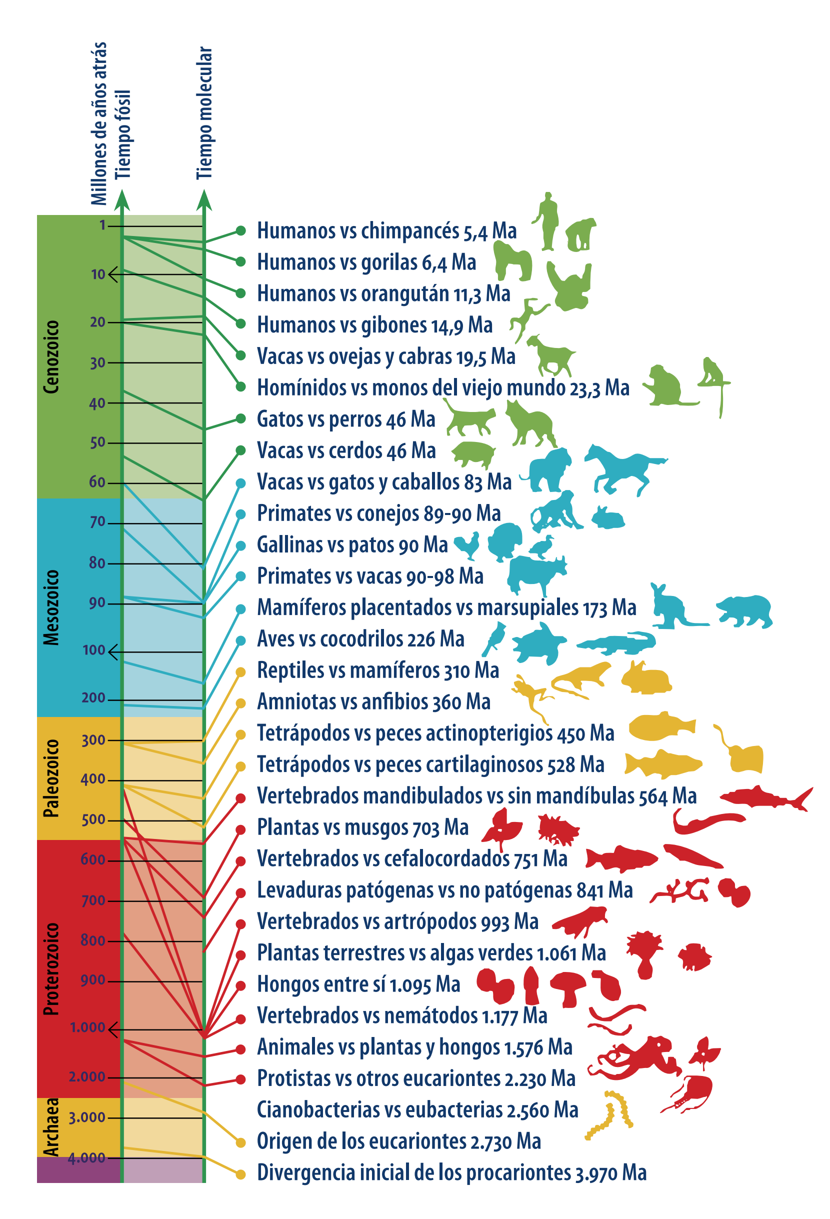


Figura 11-2 Comparación de los tiempos de divergencia evolutiva entre datos moleculares y paleontológicos

Estimación a partir de datos robustos del registro fósil y de muchos genes y proteínas. La evolución estimada a partir de una gran cantidad de genes nucleares muestra una alta correspondencia con el registro fósil. Nótese que las estimaciones moleculares son por lo general mayores que las estimaciones paleontológicas, debido a que el tiempo de aparición de una especie fósil no necesariamente refleja su origen filogenético *(basada en Hedges y Kumar, 2003).*

Reloj Molecular pulsaba diferencialmente en las distintas ramas de un árbol filogenético. Además, ciertas discordancias estaban asociadas a la interdependencia entre la tasa de sustitución molecular y el tiempo transcurrido. En efecto, la tasa mutacional es muy elevada a corto plazo y es menor a largo plazo, debido a selección purificante (Ho y Larson, 2006). Pero existe otro factor de discrepancia entre las moléculas y los fósiles, ya que el origen paleontológico de toda especie es mínimo. Esto implica que el tiempo de aparición de un fósil no corresponde necesariamente a su origen filogenético, sino al momento en que fosilizó (Hedges y Kumar, 2003).

Con todo, el Reloj Molecular ha revolucionado la biología evolutiva porque ha proporcionado una hipótesis nula para estimar las tasas de divergencia de poblaciones y especies. Los genomas mitocondriales se usan para construir relojes con pulsos muy rápidos como para precisar la dinámica poblacional o de especies relacionadas. Al contrario, los relojes más lentos, basados en el ADN nuclear, permiten estimar las divergencias más profundas del árbol de la vida, porque la tasa de cambio (de nucleótidos y aminoácidos) es, en promedio, constante a través del tiempo *(Figura 11-2).* En ausencia de registro fósil, las moléculas representan la única forma de inferir el tiempo de las duplicaciones génicas y de la especiación (Nei y Kumar, 2000; Kumar, 2005).

Los genes de eucariontes

El material genético está organizado en unidades transcripcionales que generan productos con diferentes funciones. Por lo general codifican para proteínas y tienen múltiples intrones que son eliminados del pre-ARNm por el complejo espliceosomal compuesto de proteínas y ARN. Posteriormente, solo se transcriben los exones de cada gen. Los intrones invadieron los genes codificantes de proteínas muy tempranamente en la evolución, pero su origen y modo de evolución es aun debatido. La *hipótesis temprana* sugiere que los intrones existían antes de la divergencia procariontes-eucariontes mientras que la *hipótesis tardía* supone que ocurrió con posterioridad a la divergencia señalada. Se desconoce qué fracción se ha conservado en el tiempo y si el ancestro común de los eucariontes tenía intrones. Muchos intrones aun persisten en diversos grupos, mostrando una marcada conservación. Otros, sin embargo, son altamente variables y sirven como marcadores moleculares en casos de especiación explosiva. Al menos 25 a 30% de los intrones de humanos son compartidos con *Arabidopsis*, sugiriendo ancestría común. Pero todavía no se comprende por qué no se ha producido ganancia de intrones en 100 Ma de evolución de los mamíferos, dada la adquisición masiva durante los 550 Ma de evolución de los cordados.

Todo gen inmerso en un ADN aleatorio es inerte debido a que, en ausencia de proteínas capaces de dirigir la transcripción, el producto resultante escapa a la selección. Cada gen con efecto fenotípico está flanqueado por secuencias reguladoras que, en conjunto con la actividad proteica, controlan el nivel y el momento en que se expresan *(Figura 11-3)*. La evidencia indica que hay mucha variación genética en las secuencias promotoras de los genes y que una fracción sustantiva tiene consecuencias bioquímicas y fenotípicas sujetas a selección. Al igual que las secuencias codificantes de proteínas, las secuencias promotoras difieren considerablemente en sus tasas de evolución en *loci* y clados, pero su comprensión es poco clara (Wray y cols., 2003). Como la información génica está comprimida y a veces es traslapante, el concepto de gen alude a una entidad algo difusa, ya que estructuralmente difiere de su función.

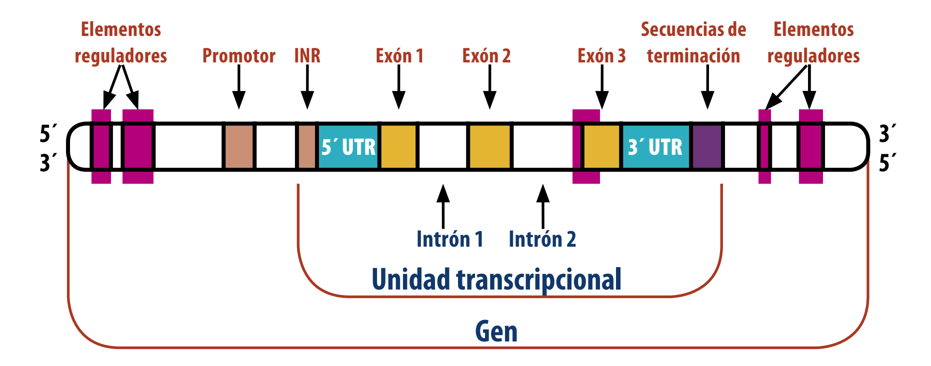


Figura 11-3 Organización de un gen de eucariontes

Diagrama de la organización de un gen típico de eucariontes, mostrando los exones, los intrones y la región promotora. Los elementos reguladores pueden ubicarse río arriba o río abajo de la unidad transcripcional.

No todos los genes son funcionalmente activos. Algunos acumulan mutaciones que bloquean la iniciación de la transcripción o introducen codones de terminación prematura, que los inactivan. En tales casos, se transforman en seudogenes que corresponden a copias múltiples de las cuales solo una tiene la funcionalidad requerida. Las otras pueden mutar y divergir gradualmente de la copia ancestral. En muchos casos, la carencia de intrones o de promotores dificulta correlacionar a los seudogenes con sus precursores funcionales. A diferencia de los elementos funcionales, sometidos a presión selectiva, los no funcionales pueden mutar libremente y servir como cronómetros moleculares.

Tasas de sustitución nucleotídica

La comprensión de las tasas mutacionales es central a la teoría evolutiva. Su estudio permite poner a prueba hipótesis sobre la evolución de las macromoléculas y su incidencia en la reconstrucción filogenética. La tasa de mutación se define como el número de mutaciones que ocurren en cada división celular, por generación o unidades absolutas de tiempo. Puede calcularse dividiendo el número de sustituciones entre dos secuencias homólogas K, por 2T, donde T es el tiempo de divergencia entre esas dos secuencias. Esto es, $r = K/(2T)$. El tiempo de divergencia se asume idéntico para las especies que originaron esas secuencias, y usualmente se infiere de los datos paleontológicos.

La variación en las tasas de sustitución nucleotídica depende de la tasa de mutación y de la probabilidad de fijación de la misma. La probabilidad de fijación, depende de si la mutación es ventajosa, neutra o deletérea. Pero si las mutaciones son deletéreas, ¿por qué no han evolucionado a cero? La respuesta que se esgrime apunta a la variación de la selección en el tiempo y a la mutabilidad de los genes que la afectan. Como resultado, se producen efectos pleiotrópicos sobre la adecuación biológica. De esta manera, se optimizaría una tasa mutacional no-cero, mediante una estrategia denominada *costo de la fidelidad.*

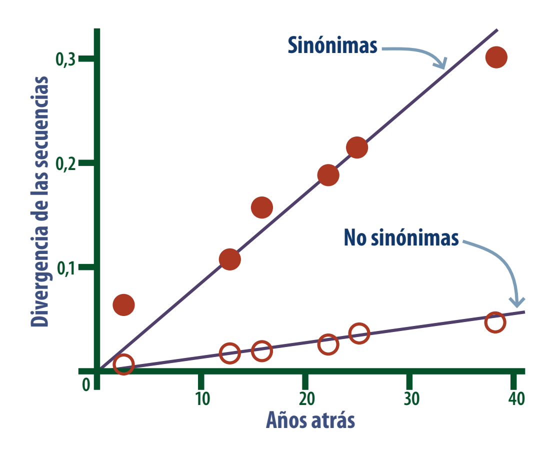


Figura 11-4 Tasas de sustitución sinónimas y no sinónimas

Tasas de sustitución nucleotídica en el virus de la influenza A, congelado por varias décadas y comparado con un virus viviente. Nótese que la relación lineal se mantiene tanto en los sustituciones sinónimas (que cambian un nucleótido, pero que no afectan al aminoácido codificado), como en las no sinónimas (que sí la afectan). La tasa de sustitución de estas últimas es más lento debido a selección purificante, que eliminaría las sustituciones de aminoácidos que produzcan efectos deletéreos.

La selección disminuye la tasa mutacional al reducir la presencia de mutaciones deletéreas. Sin embargo, la selección para reducir los recursos celulares que mantienen la fidelidad de la replicación (en concomitancia con la selección para aumentar la velocidad de replicación), conducen a una selección indirecta que incrementa la tasa de mutación. Entonces, el óptimo entre estos eventos se establecería cuando los efectos acumulativos directos e indirectos se cancelan mutuamente.

Las tasas de sustitución nucleotídica también difieren según la región genómica que se estudie. Para las regiones codificantes depende de si son sinónimas o no *(Figura 11-4)*. Las mutaciones no sinónimas tienen una mayor probabilidad de generar efectos deletéreos sobre la función proteica que las mutaciones sinónimas. Por lo tanto, la mayor parte de las mutaciones no sinónimas son eliminadas por selección purificante. Por el contrario, los cambios sinónimos más probablemente son neutros y la mayoría de ellos se fijan por deriva génica. Su incremento en la tasa mutacional radica en que no originan un producto funcional sometido a presión selectiva.

Entre las secuencias no codificantes que tienen las tasas más altas se encuentran los seudogenes *(Figura 11-5)*. Estas secuencias genómicas no funcionales se reconocen por sus similitudes con uno o más genes parálogos. Pue-

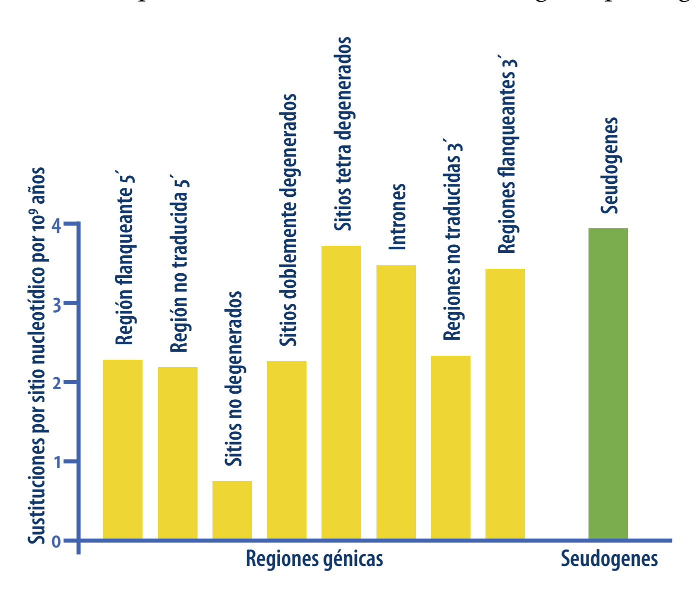


Figura 11-5 Tasas de sustitución nucleotídica en distintas regiones genómicas
Los seudogenes tienen la tasa más alta de sustitución nucleotídica/sitio/100 Ma. Los sitios tetradegenerados también muestran una alta tasa sustitucional debido a que todo cambio en el tercer nucleótido de un codón no altera su lectura *(basada en Li, 1997)*.

den actuar como elementos retrotransponibles que carecen de intrones y de repeticiones terminales. Tienen uno o dos marcos de lectura abiertos, uno de los cuales codifica para una transcriptasa inversa. Los seudogenes pueden originarse por retrotransposición o por duplicación del ADN genómico. Su transposicion crea copias truncadas que carecen del promotor, por lo que no son transcritas ni traducidas. La proteína que producen no tiene el mismo repertorio funcional de la proteína codificada por el parálogo normal y, por lo tanto, producen un efecto fenotípico claramente discernible (Mighell y cols., 2000; *Figura 11-6).* Los seudogenes que aparecen por retrotransposición corresponden a seudogenes procesados (o retroseudogenes). A pesar de ser elementos muy comunes en el genoma de los vertebrados, su número no se puede cuantificar sino hasta que se conoce la secuencia total del genoma. Los *genes de mantención* del organismo pueden tener numerosos seudogenes. Por ejemplo, existe un solo gen funcional para la geranil-geraniltransferasa I, pero existen al menos 13 análogos de seudogenes parálogos que han aparecido por retrotransposición de un transcrito mal empalmado. En *Drosophila*, estos elementos se pierden a una tasa muy alta, de modo que inciden directamente en el tamaño del genoma (Petrov y cols., 1996).





Figura 11-6 Efecto de los elementos genéticos móviles en flores de *Ipomoea purpurea* (*Gloria del Amanecer,* Convolvulaceae).
A la izquierda, la flor normal. Al centro y a la derecha, dos fenotipos florales producidos por transposición de elementos genéticos móviles. La variegación es muy frecuentemente producida de la misma forma.

La tasa de mutación también varía entre distintas especies. En bacterias, las mutaciones de genes específicos fluctúan entre 10^{-9}-10^{-10} por pb/división celular. En cambio, en *Caenorhabditis elegans*, fluctúa entre 1,1 x 10^{-10} y 4,8 x 10^{-9} sitio/generación. En *Drosophila* es de 8,5 x 10^{-8}. En humanos, la tasa estimada a partir de enfermedades mendelianas es similar a la de seudogenes (1,8 x 10^{-8} por sitio/por generación). En vegetales, ciertas tasas mutacionales varían en dos órdenes de magnitud.

Una causa adicional de variación se produce por los sesgos en la tasa de mutación de los nucleótidos dentro de un codón. Debido a la degeneración del código genético, las mutaciones en la primera posición pueden tener efectos deletéreos que no se manifiestan si las mutaciones ocurren en la tercera. Además, la conformación de las bases nitrogenadas incide en que sea más fácil que ocurran transiciones (que cambian una purina por otra) a que ocurran transversiones (que reemplazan una purina por una pirimidina). En otras palabras, es más frecuente que A cambie a G que a T o C. Teniendo en consideración este sesgo, el modelo de Kimura de dos parámetros toma en cuenta estos dos aspectos y los corrige al momento de construir árboles filogenéticos *(Figura 11-7)*.

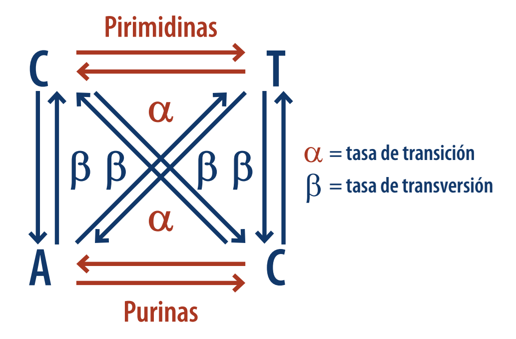


Figura 11-7 Modelo de distancia de dos parámetros de Kimura

α = tasa de transición, β = tasa de transversión. La distancia se calcula por la fórmula: $d = 2rt$, donde **r** es la tasa de sustitución (por sitio, por año) y **t** es el tiempo generacional. El modelo considera ambas tasas como iguales cuando el tiempo de divergencia es grande. De modo que: $r = \alpha + 2\beta$, y por lo tanto, $d = 2\alpha t + 4\beta t$.

La tasa de mutación también difiere entre los genes nucleares y los mitocondriales. Las mitocondrias ostentan una tasa mutacional mucho más alta que se atribuye a la baja fidelidad del proceso de replicación mitocondrial y porque no existen mecanismos eficientes de reparación en el ADN de los organelos. La exposición a agentes mutagénicos y la capacidad de reparación del ADN, también afectan a la tasa mutacional. No obstante, se desconoce si ello se debe a relajación de la selección sobre el genoma mitocondrial/cloroplástico o a mayor tasa mutacional de su ADN. En cualquier caso, su alta tasa mutacional los ha convertido en los marcadores preferidos para estudios poblacionales (Baer y cols., 2007). La selección natural opera sobre la replicación del ADN y mantiene una alta fidelidad, que se traduce en un error por cada 10^8-10^{10} pb. Sin embargo, las regiones repetitivas del ADN, como las microsatelitales, son muy susceptibles a apareamientos equivocados. Por tal razón, su tasa de mu-

tación es varios órdenes de magnitud mayor que las secuencias más complejas.

La tasa de mutación de un gen específico también varía entre los taxa, porque la historia de vida incidiría en la fuerza con que la selección natural afecta la adecuación relativa. No obstante, también puede haber efectos indirectos sobre la tasa de división celular y las unidades de tiempo generacional. El tamaño poblacional entre organismos unicelulares y multicelulares constituye una diferencia biológica fundamental que afecta al proceso mutacional. Las bacterias y virus forman poblaciones que superan en varios órdenes de magnitud a las poblaciones de organismos multicelulares. Consecuentemente, es más factible que aparezca un mutante en una población grande que en una pequeña.

Otro factor a tener en cuenta es la presencia (o ausencia) de recombinación, debido a que este proceso rompe el desequilibrio de ligamiento. En cambio, en las poblaciones con reproducción asexual las asociaciones interalélicas permanecen constantes por mucho tiempo, debido a que los procariontes pueden prolongar la reproducción asexual según la señalización ambiental.

Se han propuesto tres hipótesis para explicar la diferencia en la tasa de sustitución inter linajes. La primera se basa en el tiempo generacional y sostiene que la tasa de mutación es causada por errores en la replicación del ADN. La hipótesis metabólica pone el énfasis en los radicales oxigenados (exógenos y endógenos) producidos durante la respiración aeróbica. Sostiene que los taxa con mayor tasa metabólica producen más radicales libres. Estos a su vez producen mayor daño en el ADN e inciden en una tasa evolutiva más rápida. Las diferencias metabólicas entre vertebrados exotermos y endotermos apoyan esta formulación. Finalmente, la hipótesis de la reparación del ADN argumenta que, antes de la transmisión hereditaria, la mayoría de las mutaciones son corregidas en taxa con sistemas de reparación más eficientes; así, se reduce el impacto de las mutaciones transicionales, como ocurre con la remoción de la hipoxantina del ADN (Baer y cols., 2007).

Elementos no codificantes y cambios genéticos rápidos y neutros

Los microsatélites son un tipo de elementos repetitivos muy pequeños dentro del genoma. Son repeticiones de motivo simple con unidades de interacción de entre uno y seis pares de bases y longitud no mayor a 1 kb *(Figura 11-8).* Como son secuencias no funcionales, se suponen libres de efectos pleiotrópicos, epistáticos, epigenéticos, o de presión selectiva. El contenido total de microsatélites de un organismo se correlaciona positivamente por el tamaño del genoma. En los humanos existe alrededor de un millón de *loci* microsatelitales que comprenden aproximadamente 3% del genoma (Ellegren, 2004).

Los microsatélites tienen una altísima tasa de mutación. En *Escherichia coli* la tasa es de 10^{-2} eventos/*locus*/replicación, pero fluctúa entre 10^{-4}–10^{-5} en levaduras, y se ha estimado en 10^{-3} en humanos. Se supone que las diferentes tasas de mutación obedecen a la inestabilidad propia de las secuencias microsatelitales. Estas, a su vez, son consecuencia del número y tamaño de la unidad de repetición, de la presencia de variantes en las repeticiones y de la tasa transcripcional de la región donde se ubica el *locus* microsatelital. Esta variación sin aparente función es ideal para evaluar predicciones neutras (Schlötterer, 2000).

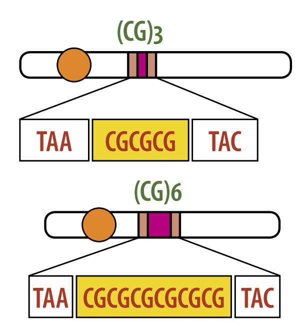


Figura 11-8 Microsatélites
Estos segmentos nucleotídicos se ilustran con tres y seis pb repetidas en tándem. El número variable de repeticiones genera gran variedad alélica. Su expresión codominante permite discriminar los homocigotos de los heterocigotos y, por ello, son muy utilizados en estudios de estructura poblacional.

El estudio de los microsatélites ha tenido múltiples usos, por su alta variabilidad y su herencia codominante, que facilita la identificación de los alelos. Al permitir el reconocimiento de los heterocigotos, permiten estimaciones finas y confiables de la variabilidad genético poblacional. Así, se los ha utilizado mucho en estudios filogeográficos de plantas y animales (Lacey y cols., 1999; Schroeder y cols., 2000; David y cols., 2000). Los microsatélites han permitido corroborar el nivel de ploidía en organismos de importancia económica, ya que el número máximo de alelos observados concuerda con el nivel de ploidía que se infiere. Por lo tanto, se encuentran hasta seis alelos microsatelitales en especies hexaploides, y cuatro en las tetraploides. También se han usado para determinar la estructura y niveles de subdivisión poblacional asociados a la genética de la conservación de recursos sobreexplotados (Sunnucks, 2000). En esturiones (géneros *Acipester, Huso* y *Scaphirhynchus*), los microsatélites han permitido conocer la dinámica poblacional y el nivel de ploidía, y entregar guías para implementar mejores programas de recuperación poblacional

(Pyatskowit y cols., 2001). En medicina, se los ha utilizado para estudiar la evolución de algunos carcinomas, puesto que la tasa de mutación aumenta con la progresión de la enfermedad. Sus aplicaciones forenses (huellas dactilares del ADN) permiten determinar parentesco, ya que los múltiples alelos entregan gran cantidad de información. En promedio se estima que el uso de 20 a 30 marcadores microsatelitales polimórficos permite determinar la ancestría de un sujeto con un margen de error de 1/1.000.000.

Duplicación génica y adaptación

La importancia evolutiva de la duplicación génica fue destacada por Ohno (1968) y desde entonces se lo considera uno de los procesos más eficientes para generar novedad evolutiva (Holland y Chen, 2001). Por ejemplo, el genoma humano tiene más del 50% de ADN repetido mientras que *Arabidopsis thaliana* tiene 11% de repeticiones *(Figura 11-9); Caenorhabditis elegans* tiene 7% y *Drosophila melanogaster*, 3%.

El material duplicado tambien crea oportunidades únicas para una mayor

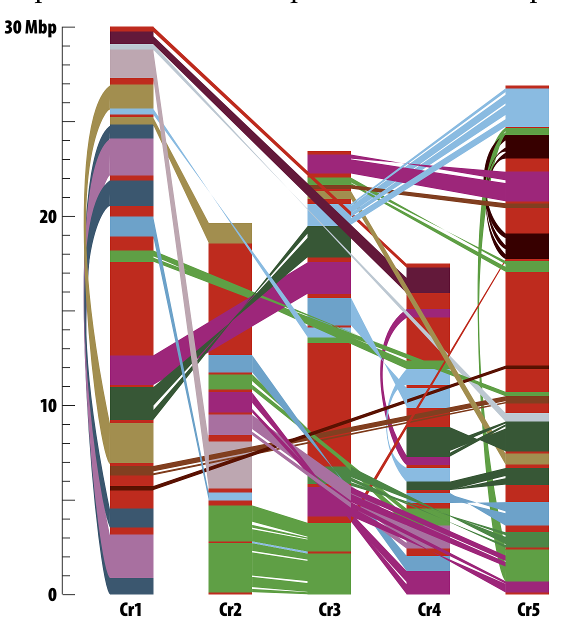


Figura 11-9 El genoma de *Arabidopsis thaliana*
Diagrama de los cromosomas de *Arabidopsis thaliana,* una planta modelo cuyo genoma se ha secuenciado completamente. Nótese la enorme proporción de segmentos duplicados, unidos por líneas coloreadas. Las regiones de un mismo color en distintos cromosomas (Cr) señalan esos segmentos duplicados.

expansión de las familias génicas, como lo ilustra la evolución de los complejos *Hox* y otras familias génicas de vertebrados.

Las comparaciones genómicas han mostrado la importancia de las duplicaciones en la evolución de los clados basales de las angiospermas (Cui y cols., 2006). Se han obtenido evidencias adicionales luego del secuenciamiento del genoma de la vid *(Vitis vinifera),* cuyo complemento haploide muestra la contribución de tres genomas ancestrales. Pero no se sabe si derivan de una verdadera hexaploidización o si se debe a tres eventos sucesivos de duplicación parcial. Adicionalmente, ha permitido identificar dos eventos de duplicación genómica masiva en *Arabidopsis thaliana* (The French–Italian Public Consortium for Grapevine Genome Characterization, 2007).

Las duplicaciones génicas pueden crearse por errores durante la replicación, por *crossing-over* desigual, por resbalón (*slippage*) recombinacional, conversión génica o TGL (Wessler y Carrington, 2005). El *crossing-over* desigual entre copias en tándem y mal apareadas, produce cromosomas con duplicaciones y deficiencias *(Figura 11-10).*

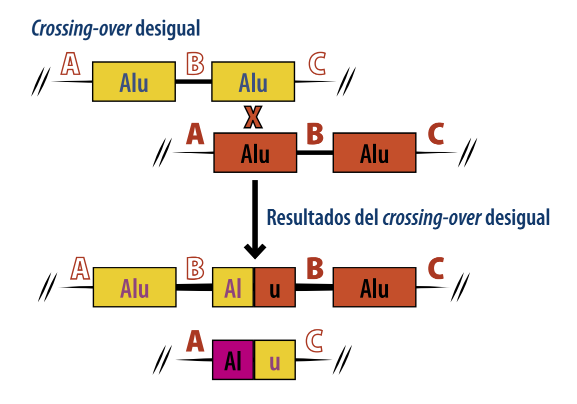


Figura 11-10 Crecimiento de una familia multigénica por *crossing-over* desigual
Esta desigualdad da origen a elementos repetidos en tándem. Los elementos repetidos de la familia Alu alteran la expresión génica.

La duplicación génica da origen a grupos regionales de genes redundantes, ubicados en zonas específicas de un cromosoma. Tal disposición da origen a una familia multigénica cuyos productos, involucrados en una función similar, se ejecutan y regulan más eficientemente por su proximidad. Las familias génicas se reconocen por su similitud de secuencias, lo que sugiere el origen común de sus componentes. Por ejemplo, los genomas del maíz, la levadura, el pez globo, *A. thaliana* y el de los humanos, contienen más parálogos que

lo esperado por azar, apoyando la idea que no se formaron *de novo,* sino por duplicaciones genómicas compartidas. Esta misma conclusión se desprende de la filogenia del gen *engrailed*, que está duplicado en el linaje basal de los vertebrados, después de la divergencia de las lampreas.

Los genes duplicados pueden divergir hacia nuevas funciones. Un ejemplo paradigmático de neofuncionalización lo ejemplifican los genes que codifican para dominios proteicos del tipo inmunoglobulina. El dominio proteico de la inmunoglobulina está compuesto de 90 a 110 aminoácidos y forma estructuras ordenadas antiparalelamente. El primer grupo taxonómico en que apareció este dominio es el moho del limo y establece la diferencia entre organismos unicelulares y multicelulares. La historia de vida del moho ha dado muchas luces sobre la agregación celular, porque en un ambiente rico en nutrientes existe como una ameba unicelular de vida libre. Pero en los ambientes empobrecidos, el moho usa la señalización de la gradiente de concentración de AMP cíclico para formar un agregado multicelular. La proteína involucrada en esta agregación es un residuo de 495 aminoácidos que constituye la molécula de adhesión celular (CAM), compuesta de cinco dominios del tipo inmunoglobulina. Se sospecha que el origen de la multicelularidad fue facilitado por las copias redundantes, ya que los organismos multicelulares tienen más de un tipo de CAM para reconocimiento celular. De este modo, las copias redundantes del gen original incidieron en una variedad de moléculas que incluye las N-CAM (necesarias para la agregación neuronal) y la H-CAM (para la agregación de células hepáticas). Esta familia génica también contribuyó a formar el sistema inmune que determina la respuesta antígenoespecífica de los vertebrados. Sorprendentemente, las regiones constantes de todas las proteínas involucradas en la respuesta inmune también se forman a partir de un dominio similar, de tipo inmunoglobulina. La similitud se cumple tanto para las inmunoglobulinas secretadas por los linfocitos T, como para la respuesta celular inmune y los antígenos clase I y II del complejo mayor de histocompatibilidad.

Otro ejemplo de neofuncionalización lo constituyen los productos génicos de la enzima digestiva tripsina y de las proteínas de la respiración (mioglobinas y hemoglobinas). Esta diferenciación estaría ligada a la formación de distintos tipos celulares. Por ejemplo, los genes para las subunidades musculares de mioglobina han evolucionado a partir de un par de genes que originalmente codificaban para la mioglobina plasmática. Esta mioglobina estaba involucrada inicialmente en la división celular y en la motilidad de los organismos unicelulares. Los antecedentes acumulados señalan que, si no existiesen las cadenas livianas y pesadas de la mioglobina, no habría evolucionado la contracción muscular. Los genes que se expresan en las subu-

nidades del músculo se habrían diferenciado de sus parálogos plasmáticos, evitando efectos pleiotrópicos indeseados. Por lo tanto, el genoma ancestral de los eucariontes habría evolucionado por reclutamiento (coopción) de genes redundantes hacia nuevas funciones.

Los peces antárticos están sometidos a una fuerte presión ambiental porque la temperatura del agua es cercana al punto de congelación. El análisis genómico entrega pistas para entender su fisiología. Las glicoproteínas son proteínas de membrana con variadas funciones de reconocimiento e interacción celular. En los nothoténidos antárticos, las glicoproteínas tienen que ver con un conjunto de funciones anticongelantes específicas que permiten la subsistencia en dichas condiciones. El análisis de su transcriptoma, comparado con el de sus parientes amazónicos, ha identificado unas 170 familias proteicas que se sobreexpresan notablemente en relación a los controles. Estos elementos génicos duplicados superan en una proporción 10:1 a los genes que se han contraído (o eliminado) del genoma. La mayoría guarda homología con otros que codifican para proteínas con funciones bien conocidas, indicando que su duplicación ha permitido aumentar funciones específicas. Por ejemplo, hay genes duplicados que codifican para enzimas implicadas en la sobrevivencia al frío, mientras otros tienen que ver con vías de transducción de señales y uniones con el ARN. La duplicación más espectacular, que fluctúa entre ocho y 300 veces, ha ocurrido en los LINES que codifican para una transcriptasa inversa y una endonucleasa. En total se encontraron 6.200 genes codificantes para proteínas específicas de los peces antárticos. De ellos, unos 200 se sobretranscriben debido a duplicaciones específicas. Estas duplicaciones incrementan la síntesis de proteínas, el plegamiento y la degradación de las mismas. Otros genes sobretranscritos tienen que ver con el metabolismo de los lípidos, la antioxidación, la antiapoptosis y la formación del corion. La duplicación y sobreexpresión de estos últimos genes hace que la cáscara del huevo sea más resistente. En conjunto, el síndrome adaptativo que impone el ambiente gélido y rico en oxígeno de la Antártica tiene su contrapartida en un mecanismo genómico capaz de producir un fenotipo que puede enfrentar desafíos fisiológicos específicos (Chen y cols., 2008).

Evolución concertada

Cuando se evalúan los genes por comparaciones interespecíficas de familias génicas, la mayoría de ellos serán homólogos con múltiples genes de la otra especie. Esta situación dificulta la distinción entre genes ortólogos y parálogos. Cuando ocurre evolución concertada, hay mayor similitud entre las copias parálogas (dentro de una especie) que entre los genes ortólogos (la misma co-

pia génica, pero en especies distintas). La evolución concertada produce homogenización de las secuencias parálogas mediante una expansion horizontal de las mismas mutaciones, en las distintas copias repetidas (Li, 1997; Nei y Kumar, 2000). El *crossing-over* desigual y el resbalón de la polimerasa serían los principales fenómenos de homogenización de las secuencias duplicadas.

La α-globina está formada por dos cadenas (α1 y α2). En los primates, que se estiman separados por 1 Ma, ambas cadenas difieren en 2,5 aminoácidos. Entonces, ¿hace cuánto tiempo que estos genes se duplicaron, si las sustituciones aminoacídicas son independientes dentro y entre las especies?

Para el cálculo, consideramos la diferencia en el tiempo:

2,5 aa / 1 Ma = 1 aa / X Ma

Al despejar en la ecuación, tenemos que:

X = 1 / 2,5 = 0,4

0,4 x 1 Ma = 400.000 años

Pero, en realidad, la divergencia entre α1 y α2 antecede a la radiación de los mamíferos en al menos 85 Ma. Por lo tanto, si la tasa de sustitución es independiente entre las cadenas, se esperaría un valor de sustitución mucho más alto:

85 Ma / 400.000 = 212,5 sustituciones

Este valor, mucho mayor que el observado, indica que la evolución de las α-globinas ha ocurrido concertadamente. No obstante, aun se desconoce qué factores la desencadenan.

Un delirio reduccionista: el gen como unidad evolutiva

Un reduccionismo acérrimo, que ha tenido variados tintes de rechazo y aceptación científica, argumenta que la unidad de selección (¡si no de la vida!) son los genes (Dawkins, 1989). Sostiene que es legítimo hablar de adaptaciones que son *para el beneficio de algo*. Pero este *algo* no es el individuo, como en el darwinismo, sino una unidad que corresponde al *replicador activo*. Estos replicadores (genes) no son seleccionados directamente sino mediante un sustituto y son puestos a prueba por sus efectos fenotípicos. Para efectos de claridad, Dawkins sostiene que es conveniente pensar en los efectos fenotípicos como empaquetados dentro de *vehículos discretos,* tales como el organismo individual, aunque esto no es fundamentalmente necesario. Más bien, los replicadores deben entenderse por sus efectos fenotípicos extendidos (que consisten en todos los efectos macroscópicos posibles) y no solo por los efectos en el cuerpo que los aloja (Dawkins, 1999). De lo anterior concluyó que los genes son unidades de selección y los organismos son vehículos pasivos construidos

para los propósitos de las unidades replicadoras. Parafraseando esta visión, podemos decir que *la gallina es el medio que usa el huevo para hacer otro huevo* o, más técnicamente, que el fenotipo es el vehículo que utilizan los genes para hacer más copias de sí mismos.

Gould (2002) sostiene que las ideas del *gen egoísta* de Dawkins se fundamentan en un error lógico de comprensión de la causalidad científica. Según Aristóteles, la causalidad consta de cuatro aspectos: **a)** la causa material (¿de qué están hechas las cosas?); **b)** la causa eficiente (¿cuál es la acción?); **c)** la causa formal (¿cuál es el plan?); y, **d)** la causa final (¿cuál es el propósito?). La parábola de una casa ayuda a clarificar la conexión entre las cuatro causas: a grandes líneas, estas corresponden a los ladrillos, el albañil, el plano del arquitecto y la función que tendrá el inmueble. El gen egoísta invoca el criterio de replicación del ADN como agente fundamental de selección natural. Pero falta el contexto de interacción de la entidad con el ambiente, para que la replicación sea diferencial y no una maquinaria ciega. La evolución de los objetos puede resultar solo por replicación; pero la visión neodarwiniana requiere además la interacción, porque ninguno de los dos elementos es suficiente por sí solo. Sostiene Gould que el error lógico de Dawkins consiste en la confusión entre contabilidad y causalidad. Considerando que la selección natural es un proceso causal, es equivocado usar sus resultados como el mecanismo que produce la reproducción diferencial (causalidad). Las unidades de selección deben ser actores en el mecanismo causal, no solo ítems contabilizados en un cálculo de resultados. Los genes como portadores de la continuidad corresponden a la causa material. Sin embargo, los organismos *compiten* como agentes (o causas eficientes) y su recompensa puede medirse por la mayor representatividad de sus genes en las próximas generaciones. Si se omite la referencia a los mecanismos causales que producen la distribución diferencial de los replicadores, el proceso evolutivo queda reducido a *una danza de cromosomas* que no difiere de una maquinaria ciega. El *gen egoísta* es la antítesis del nuevo concepto que emerge de la biología del desarrollo. Siguiendo la metáfora del egoísmo, los genes del desarrollo son más bien altruistas que egoístas, porque forman redes de conexiones permisivas y restrictivas, según el contexto ontogenético.

En el estado actual del conocimiento, el atomicismo y la linearidad regulatoria de Dawkins están sobrepasadas. Este reduccionismo es criticado en forma más amplia por Woese (2004). El concepto de gen que emerge de comprender las vías metabólicas y epigenéticas, es relacional. Su rol depende del contexto regulatorio (silenciado/activo; codificante/no codificante; permisivo/restrictivo) en que interactúa con otros genes y sus productos. Si fuésemos a hablar de *huevos* y *gallinas,* el huevo debería ser una maraña de vías de

retroalimentación (positiva y negativa) de información redundante. El gen autárquico y sin contexto es, sin duda, un *alien*.

Al inicio de la era molecular se pensaba, siguiendo la idea de Laplace, que conociendo toda la secuencia del ADN se podría saber qué nos hace humanos. Esta búsqueda del Santo Grial ha probado ser biológicamente inadecuada porque el cómputo de los genes no produce los organismos. En efecto, la metáfora de la máquina implica una relación lineal entre causa-efecto. Pero estas relaciones se asocian por múltiples vías, dando origen a una causalidad invertida en donde los organismos son medio y fin (Lewontin, 2000). De este descontento nace la idea de autoorganización, como forma de explicar que las propiedades emergentes *(e.g.,* la epigénesis) no pueden ser confundidas con la suma de los cómputos de la máquina.

La metáfora de la máquina newtoniana está íntimamente ligada a la noción de programa genético, una idea introducida por Jacob y Monod, y criticada por Mayr como la genética de la caja de frijoles. Mediante el concepto de programa genético hemos aprendido que los genes son responsables de la transcripción y la síntesis proteica, pero no sabemos qué es un gen, pues los hay controladores, con empalme, otros son crípticos, etc. Estructuralmente, los genes están bien delimitados, pero no tenemos una definición funcional de ellos porque no conocemos su significado (Fox Keller, 2000).

La ciencia computacional ha invadido a la biología molecular mediante el uso de algoritmos que definen el *programa*. Así, los organismos siguen las instrucciones del *Gran Maestro* y el desarrollo ontogenético se da por entendido porque hay un dato al respecto. Pero, a pesar de todos los avances moleculares, no sabemos en qué consiste el programa genético (Fox Keller, 2002) ni tampoco la naturaleza ni el origen de las novedades evolutivas.

Secuencias repetidas, LINES y la evolución del genoma

Los LINES *(long interspersed sequences)* son un tipo de elementos transponibles formados por familias de ADN repetitivo, dispersas en el genoma. Su impacto evolutivo se aprecia en la estructura del genoma humano, que contiene 17 a 20% de LINES y 43 a 45% de elementos repetidos (Wolfe y Li, 2003). La mayoría de los LINES tienen una longitud sobre los 5 kb. Están compuestos de una región 5´ que no es traducida, un promotor, dos marcos de lectura abiertos (ORFs), una región 3´ (que tampoco es traducida) y un extremo rico en adenina (Han y cols., 2004). Los LINES tienen distintos períodos de actividad transcripcional, seguida por inactivación y acumulación de mutaciones. Por ejemplo, muchos LINES de mamíferos tienen truncada la región 5´, de modo

que son inactivos e incapaces de propagarse por el genoma. Su tasa mutacional relativamente alta se explica por la falta de funcionalidad *(Figura 11-5)*.

La retrotransposición de los LINES está asociada con enfermedades y la formación de seudogenes, debido a que producen mutaciones de inserción. Su amplificación se relaciona con la explosiva evolución cromosómica de los roedores. Su ubicación dentro del genoma está asociada a las regiones ricas en AT de las bandas cromosómicas G-positivas (Dobigny y cols., 2004, 2005; Scott y cols., 2006; Giordano y cols., 2007).

Los LINES han sido sindicados como responsables de la extensión del proceso de heterocromatinización del cromosoma X. Estas ideas se anticiparon en la hipótesis de las repeticiones de Lyon (1998). Varias evidencias indican que hay una gran diferencia entre los autosomas y los cromosomas sexuales en relación a la expansión de la señal de inactivación mediada por XIST. Entre ellas, la más trascendente es la correlación entre el grado de inactivación de autosomas traslocados al X y la densidad de LINES en ese cromosoma. La hipótesis de las repeticiones podría dar luces sobre el mecanismo desencadenante de la compensación de dosis. Ciertas evidencias en murciélagos y roedores (con sistemas XY y XO) dan cierto apoyo a esta predicción (Parish y cols., 2002; Marchal y cols., 2006).

Evolución genómica y la paradoja del Valor C

La evolución del tamaño del genoma ha seguido rutas muy complejas, como lo ilustran las enormes diferencias entre bacterias, protozoos y eucariontes. El tamaño genómico de las plantas varía 6.000 veces, mientras que en los animales difiere hasta 3.000 veces. La variación total del genoma de los eucariontes asciende a 80.000 veces y ha estado dominada por pequeñas inserciones y eliminaciones (*indels*) en las secuencias no codificantes (Li, 1997). La cantidad de ADN por núcleo en las arqueas (valor C o haploide) fluctúa entre 1.600 y 4.100 kb, mientras que en eubacterias la variación es entre 580 y 13.200 kb. Estos valores son pequeños si los comparamos con los 0,18 Gb que componen el genoma de *Drosophila* y los 2,9 a 3,0 Gb de pb del genoma humano *(Figura 11-11)*.

Dentro de los vertebrados, el tamaño del genoma (2C o diploide) se ha estimado en picogramos de ADN. Los genomas más pequeños se han encontrado en los peces óseos y en las aves, con promedios que fluctúan entre 2 y 3,8 pg de ADN, mientras que los más grandes se encuentran entre los peces pulmonados (dipnoos), alcanzando hasta 200 pg de ADN. Comparativamente, los mamíferos presentan escasa variabilidad en el tamaño del genoma (3,5 a 12,6 pg de ADN) y su valor modal fluctúa entre 6,3 pg y 7 pg (Vinogradov, 1998).

El contenido de ADN varía entre 6,3 y 7,0 pg de ADN en los arciodáctilos y humanos, mientras que solo alcanza los 5,4 pg en los quirópteros. En los roedores subterráneos (*Thomomys*) de Norteamérica fluctúa entre 4,42 y 11,43 pg de ADN debido al contenido de heterocromatina constitutiva de su genoma. Esta variación representa la mayor variación interespecífica reportada en mamíferos (Sherwood y Patton, 1982). El mayor tamaño genómico de un mamífero diploide se ha reportado en la rata espinosa *Proechimys trinitatis* (12,6 pg de ADN), mientras que la rata tetraploide *Tympanoctomys barrerae*, de los desiertos de Argentina, posee el mayor tamaño genómico conocido para un mamífero (16,8 pg de ADN; Gallardo y cols., 1999, 2003).

El material genético de organismos poliploides puede incrementarse en los paleopoliploides. Para sorpresa de los biólogos, la levadura (*Saccharomyces cerevisiae*), que se suponía diploide, es un paleotetraploide cuya duplicación se produjo hace unos 150 Ma. Se estima que la levadura tiene unos 6.023 genes, que equivalen al doble de los presentes en *Escherichia coli* y ciertas cianobacterias. La mayoría de las copias génicas extras de la levadura se han silenciado y solamente 13% de sus secuencias codificantes aun permanecen duplicadas (Wolfe, 2001).

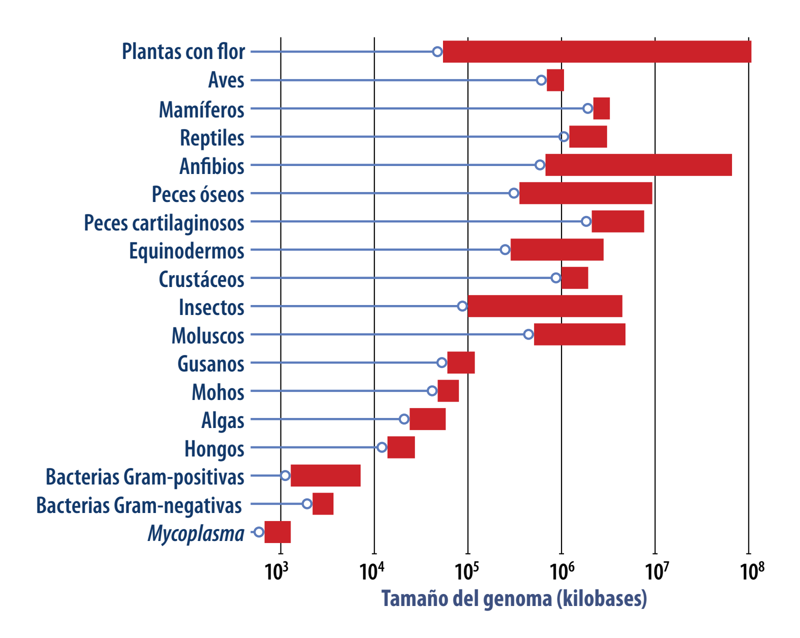


Figura 11-11 La paradoja del Valor C en 18 taxa que cubren todo el espectro de la biodiversidad planetaria

El rango de variación del genoma haploide se indica en kilobases para los grupos de organismos listados a la izquierda *(adaptado de Fedoroff, 2012).*

Pero el tamaño del genoma también difiere drásticamente entre taxa con grados similares de complejidad organísmica. Por ejemplo, el pez fugu (*Takifugu rubripes*) y el pez globo verde (*Tetraodon nigroviridis*) tienen un genoma muy similar, de 400 Mb. En cambio, medaka *(Oryzias latipes)* los duplica con su genoma de 800 Mb que, sin embargo, es la mitad de los 1.700 Mb del pez cebra *(Danio rerio)* (Imai y cols., 2007). Otro ejemplo surge de los peces pulmonados y las salamandras (anfibios), cuyos genomas sobrepasan de 10 a 35 veces el contenido de ADN de un mamífero. En cambio, el genoma de las aves es un tercio del de los mamíferos, debido principalmente a la escasez de elementos repetidos dispersos. Considerando la condición unicelular de los protozoos, se esperaría que tuviesen tamaños genómicos mucho más pequeños que los organismos multicelulares. No obstante, el genoma de los dinoflagelados está compuesto de unos 100 mil millones de pb mientras las salamandras (que superan hasta casi 20 veces el genoma humano) tienen entre 14.000 y 68.000 millones de pb *(Figura 11-12).*

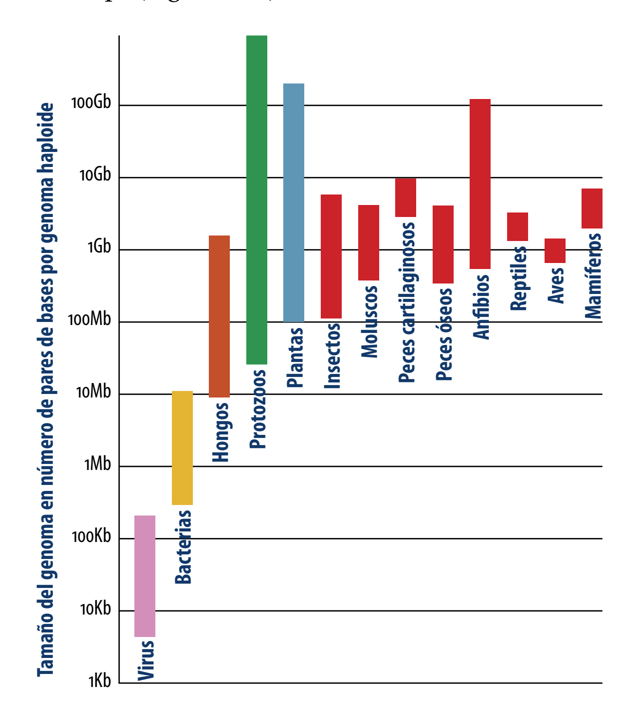


Figura 11-12 Variación del tamaño del genoma

Tamaño del genoma en distintos organismos, estimado según el número de pares de bases nitrogenadas. Se aprecia un aumento importante del contenido de ADN en plantas y animales, comparados con bacterias y virus. Ciertos taxa como los protozoos, muestran una gran variación en el contenido de ADN, mientras que los reptiles y las aves poseen poca variación.

Hay explicaciones adaptativas y no adaptativas para la paradoja del valor C. Entre las primeras, las hipótesis de optimización buscan una relación causal entre la cantidad total de ADN y el tamaño celular (Gregory, 2000; 2001). Así, la significación adaptativa se deduce de los efectos nucleotípicos *(i.e.,* relación núcleo-citoplasma, tamaño celular y parámetros asociados con la adaptación ambiental). Por ejemplo, la explicación adaptativa acerca del contenido genómico promedio de aves (2,82 pg de ADN) y microquirópteros (5,4 pg de ADN) presume que la relación superficie-volumen (que se correlaciona negativamente con el volumen celular), permite un mayor intercambio gaseoso por unidad volumétrica en células más pequeñas. Por lo tanto, se alega que la eliminación de intrones que dan cuenta del menor tamaño del genoma aviar, sería la respuesta adaptativa a presiones que han incentivado el vigor del vuelo al incidir en la reducción del tamaño celular (Hughes y Hughes, 1995). No obstante, el rol adaptativo de esta correlación no se ha evaluado críticamente (Petrov, 2001).

Las hipótesis no adaptativas se han enfocado en el estudio de las secuencias no funcionales y en los conflictos intranucleares que se derivan del nivel de ploidía. La hipótesis del conflicto intranuclear sostiene que el tamaño celular es un epifenómeno derivado de los efectos pleiotrópicos de la regulación génica. Esta noción sostiene que el mecanismo regulatorio del tamaño celular es independiente del aumento en la cantidad de ADN. Por ejemplo en nemátodos, el número de células del cuerpo permanece constante, mientras que la proliferación celular define el tamaño final del organismo. En estos animales se ha identificado una vía de señalización regulatoria (TGF-β) que determina el tamaño del cuerpo, ya que las mutaciones de pérdida de función (y no la cantidad de ADN) determinan enanismo en los nemátodos (Flemming y cols., 2000). En el mismo tenor, se ha demostrado que el tamaño celular en *Drosophila* depende de una vía de señalización de insulina (Stocker y Hafen, 2000). Por otro lado, en cepas de levaduras genéticamente idénticas que difieren en el nivel de ploidía, el tamaño celular depende del grado de represión de las ciclinas G1 (Galitski y cols., 1999). La represión alarga el ciclo celular e incide en un mayor tamaño celular, sugiriendo que los efectos nucleotípicos no derivan del tamaño del genoma sino de sesgos regulatorios, cuya función sería compensar la dosis génica.

El contenido de ADN por célula también se altera mediante poliploidía. Dependiendo de la cuantía del proceso, se pueden afectar desde exones hasta genomas completos. Las regiones repetitivas y los elementos no codificantes también alteran el contenido genómico de los organismos *(Figura 11-13).* Los elementos genéticos móviles (incluyendo LINES, SINES, etc.) también han jugado un rol fundamental, debido a su capacidad de autorreplicarse y trans-

ponerse al azar dentro del genoma. La capacidad autorreplicativa y saltatoria de los elementos genéticos móviles es posible gracias a la codificación de una endonucleasa y una transcriptasa inversa, esenciales para la retrotransposición. Los elementos genéticos móviles están compuestos de secuencias repetidas y se han reportado en todos los eucariontes. También pueden perder su capacidad de transposición; pero cuando pierden parte de su estructura, se convierten en seudogenes. Aparentemente, la aclaración de la paradoja parece tener una explicación más sólida en la función regulatoria del genoma que en el rol adaptativo del ADN *per se.*

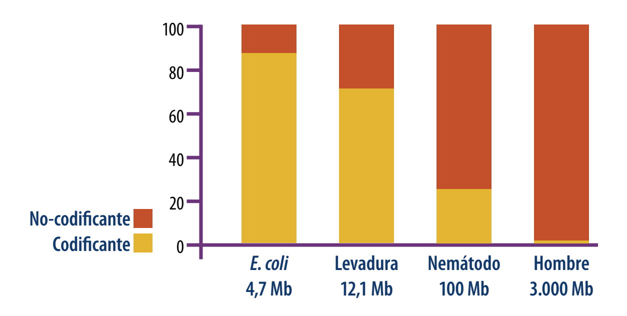


Figura 11-13 Porcentaje de regiones no codificantes en genomas secuenciados
Relación entre el tamaño del genoma y el porcentaje de genes codificantes para proteínas. El genoma de *Escherichia coli* posee una gran proporción de genes codificantes. En los eucariontes, esta relación disminuye a medida que aumenta el tamaño del genoma, señalando la importancia de los elementos no codificantes en la determinación del contenido de ADN.

La pregunta acerca del tamaño genómico mínimo para que un organismo realice todas sus funciones vitales ha tenido múltiples matices de aceptación y rechazo. Los que critican esta búsqueda argumentan que se trata de una pregunta ingenieril que más parece un ejercicio de futilidades que uno biológicamente relevante. El genoma más pequeño secuenciado completamente corresponde a *Mycoplasma genitalium* y está formado por 480 genes codificadores de proteínas, tres genes rARN y 33 genes tARN. Usando la técnica de eliminación de genes al azar, se mostró que seis de 79 genes de *Bacillus subtilis* producían efectos letales. Asumiendo que solo 7,5% de estos genes son necesarios (por la letalidad que conlleva su eliminación), se concluyó que 254 genes eran esenciales para la persistencia de una bacteria (Itaya y Tanaka, 1997). Luego de la secuenciación genómica de *B. subtilis,* se sabe que está compuesto de 308 genes. Comparado con *M. genitalium* y *M. pneumoniae*, se ha estimado que el tamaño genómico mínimo estaría formado por aproximadamente 265

a 350 genes esenciales.

La secuenciación genómica ha revelado mucho ADN repetitivo en los eucariontes e identificado que solo una fracción consiste de secuencias codificantes para proteínas o para regulación. A partir de 1980 se empezó a hablar del ADN basura, luego de la idea de Ohno, quien argumentaba que nuestros genomas estaban repletos de ADN no funcional, incluyendo los transposones (Fedoroff, 2012). La idea subyacente pretendía trascender la visión de que cada aspecto del genoma tenía una función específica moldeada por la selección natural. Relacionado con lo anterior, el concepto de ADN egoísta ofrecía una explicación para la paradoja del valor C *(Figura 11-11)*.

Por mucho tiempo se pensó que la paradoja del valor C se resolvía por el ADN repetitivo, ya que su variación es muy importante en las angiospermas, cuyos valores difieren hasta 2.000 veces. Sin embargo, esta hipótesis del ADN egoísta no puede explicar cómo los genomas acumularon tanto ADN repetido a pesar de la eliminación que se produce por recombinación homóloga. Este argumento descansa en la presunción de que existe una categoría de ADN que no está sujeta a presiones selectivas, pero que sin embargo puede multiplicarse dentro del genoma (Singh y cols., 2014).

Actualmente, la explicación para la paradoja del valor C reside mayoritariamente en la cantidad de elementos transponibles, especialmente los retrotransposones. Por ejemplo, el genoma de *Arabidopsis thaliana* contiene alrededor de 27.000 genes y alrededor de 20.000 a 25.000 Mb de secuencias retroposónicas. Por su parte, el genoma del maíz tiene aproximadamente 40.000 genes y más de 1.800 Mb de dichas secuencias. En el caso del genoma humano, las secuencias retrotransposónicas contituyen 2/3 del total. En consonancia con que las hibridizaciones provocan actividad transposónica, el genoma del maíz alcanza al 85%.

A nivel de bacterias y arqueas existe una enorme diferencia en el repertorio génico. Esta observación refleja que el dinamismo genómico es de muy antigua data. Sus genomas fluctúan desde unos 150 kb, en algunos endosimbiontes intracelulares de insectos, hasta aproximadamente 13 Mb en las cianobacterias y myxobacterias. La disparidad descrita contrasta con la pequeña fracción de genes universales agrupados en pequeños subgrupos. Esto implica que los genomas bacterianos mantienen un flujo incesante de intercambios genéticos, expandiéndose por TGL y duplicación génica, y contrayéndose mediante pérdida de genes que ocurren por recombinación homóloga o ilegítima (Frost y cols., 2005; Puigbó y cols., 2014).

Así, las ideas sobre el ADN basura se han ido transformando debido al conocimiento que apunta hacia el rol regulatorio de las secuencias no codificantes y sus transcritos. Considerando la masiva metilación de los elemen-

tos transponibles, se cree que obedecen a una suerte de defensa nuclear para controlar su capacidad destructiva potencial. Pero una pregunta que sigue sin resolución tiene que ver con su procedencia, pues los genes que codifican para transposasas tienen ciertos motivos estructurales comunes, presentes en todos los eucariontes. Pero como sus orígenes se remontan a los procariontes, parece que los transposones ya estaban presentes cuando aparecieron los primeros genomas. Por eso mismo, se postula que los transposones podrían actuar también como señalizadores ambientales que colaborarían en el reconocido acople entre organismos y ambiente. En esta misma línea, el origen de la maquinaria regulatoria epigenética nos retrotrae a los sistemas bacterianos que discriminan el ADN endógeno de aquel que fue obtenido por TGL e infección por bacteriófagos (Frost y cols., 2005). Todo ello implica que la acumulación de los elementos transponibles se debe a silenciamiento epigenético y no a pesar de ello. Es decir, propone lo opuesto a la hipótesis de regulación parasitaria, que sostiene que los mecanismos epigenéticos aparecieron para controlar el parasitismo por transposones (Fedoroff, 2012). Así, el estrés percutiría una respuesta genómica altamente programada, con el fin de minimizar el impacto del *shock.* Actualmente se ha documentado en plantas la activación de muchos sistemas que evalúan el daño al ADN producido por estrés biótico y abiótico, infección parasitaria, etcétera. Otras respuestas tienen que ver con la alteración cromosómica provocada por la hibridización interespecífica, y el conflicto intergenómico asociado a la alopoliploidización.

La capacidad de desplazamiento de los transposones ha sido muy importante en la estructuración de los genomas y sugiere que su evolución es moldeada desde adentro y no por los mecanismos de replicación y reparación del ADN. En este sentido, se ha propuesto que la prolongación de la preñez en los mamíferos fue posible por recableado de ciertas redes regulatorias. Esta modificación adaptativa habría sido dirigida por el elemento transponible MER20 mediante reclutamiento del AMPc en las células del estroma endotelial (Lynch y cols., 2011). En esta misma línea, el análisis genómico integrativo ha identificado recientemente cientos de genes derivados de elementos transponibles en *Arabidopsis*. Estos resultados destacan su rol fundamentales en la evolución genómica actual, en vez de verlos exclusivamente como un remanente arcaico de las etapas primigenias de la vida (Hoen y Bureau, 2015).

Una diferencia notable en la organización del genoma de los eucariontes, comparado con el de las bacterias, es la gran cantidad de ADN duplicado de aquellos. La forma más radical y repentina de aumentar el tamaño genómico es a través de poliploidía, ya existente entre las bacterias (Soppa, 2011; Spaans y cols., 2015). Este fenómeno es ampliamente conocido en las plantas. Generalmente conduce a diploidización funcional y estructural que asegura la

segregación cromosómica balanceada y producción de gametos fértiles. Los cambios genómicos post poliploidización se estabilizan en pocas generaciones y originan una novedad evolutiva estable (Liu y cols., 1998). El análisis de los cuatro conglomerados *Hox* de los vertebrados, que contrastan con una única copia en los invertebrados, sugiere dos rondas de duplicación genómica y la hibridización de linajes en la aparición de novedades evolutivas ***(p 427).*** Estas duplicaciones genómicas habrían ocurrido en los Agnatha e iniciado la transformación desde ancestros filtradores hacia tetrápodos activos, altamente especializados (Postlethwait y cols., 1998).

El aumento del tamaño del genoma no sigue una trayectoria evolutiva lineal en relación a la complejidad orgánica ni tampoco es atribuible a una sola fuente. Las secuencias codificantes pueden duplicarse parcial o totalmente, pero ello no asegura su permanencia estable. Los elementos genéticos móviles, por su lado, pueden activarse o desactivarse según las condiciones ambientales o la dinámica genómica y contribuir creando genes, redirigiendo el cableado regulatorio e incrementando el tamaño del genoma. Se especula que pudiesen corresponder a una suerte de sensores ambientales. Evolutivamente, no hay relación entre la cantidad de ADN y la complejidad morfofisiológica de los organismos. Llama la atención el significativo aumento de elementos transponibles de variada estirpe en el genoma de organismos con mayor complejidad morfofisiológica. El dinamismo genómico supera el marco conceptual del neodarwinismo. La genómica comparada y los modelos de biología de sistemas son no adaptativos, sino neutros (Koonin, 2009). Como la materia no puede ordenarse, se ha propuesto la existencia de un programa genético para originar estructuras ordenadas. Los procesos físicos de la ontogenia son necesarios para formar el organismo, pero se presume que las estructuras resultantes son generadas por los genes, de modo que el genoma sería suficiente para explicar la forma (Newman, 2002). En esta visión neodarwiniana, la forma no representa ningún aspecto esencial de la naturaleza, pues resulta del barajamiento aleatorio de la información genética. La finalidad es la resultante de las demandas funcionales que el ambiente le impone a los organismos. Pero la intrincada y compleja organización genómica de los eucariotas señala claramente que la arquitectura del genoma no ha sido moldeada por selección natural (Koonin, 2009). Además, sin los principios generativos de la forma, los organismos no son entidades reales sino un epifenómeno de los programas genéticos, mientras la biología evolutiva queda reducida a una narrativa histórica guiada por fluctuaciones contingentes.

Visión panorámica de algunos genomas completos

Diatomeas

Son algas eucarióticas unicelulares, endosimbiontes secundarios originados cuando un eucarionte no fotosintético adquirió los cloroplastos luego de incorporar a un eucarionte fotosintético, probablemente un alga roja endosimbionte. De igual forma, las plantas superiores, las algas verdes y rojas y los glaucófitos, derivan de eventos endosimbióticos primarios en los cuales un eucarionte no fotosintético adquirió un cloroplasto que se fusionó con una cianobacteria, hace aproximadamente 1.000 Ma. Cada evento de endosimbiosis condujo a una nueva combinación de genes derivada tanto de los hospederos como de los endosimbiontes. Las diatomeas se encuentran en todo el mundo, tanto en aguas marinas como límnicas. Son responsables de aproximadamente el 20% de la productividad primaria de la tierra. También forman una parte considerable de las reservas actuales de petróleo. Un rasgo definitorio de las diatomeas es su pared celular de sílice ornamentada con nanoestructuras especie-específicas.

El genoma de la diatomea *Thalassiosira pseudonana* consta de un plastidio de 129.000 pb y un genoma mitocondrial de 44.000 pb. Tiene 24 cromosomas nucleares diploides y muchos genes nuevos para el transporte y formación de las paredes celulares de sílica. Además posee muchos genes para la incorporación del fierro, enzimas biosintéticas de diferentes tipos y ácidos grasos polisaturados. Utilizan una variedad de componentes nitrogenados y metabolizan la urea, lo que les permite prosperar en ambientes acuáticos. Su endosimbiosis secundaria implicó TGL desde el núcleo de un alga roja endosimbionte que habría provisto secuencias para codificar el retículo endoplásmico.

El genoma de las diatomeas pinadas (Bacillariophyceae), *Phaeodactylum tricornutum*, difiere en un 40% del linaje céntrico (Mediophyceae) del cual divergió hace unos 90 Ma. Sus diferencias genómicas estriban en la expansión de algunas familias génicas, pérdida diferencial y ganancia de genes e intrones y por la movilización de elementos transponibles. También se ha documentado la presencia de cientos de genes de origen bacteriano antiguo, involucrados en el mantenimiento metabólico y señalización ambiental. Su genoma cloroplástico tiene menos genes que las algas rojas, ya que muchos fueron transferidos al núcleo luego de la endosimbiosis. Sus mitocondrias se habrían originado en el huésped mientras que su complemento génico, prácticamente idéntico al de las algas haptofitas y cryptofitas, se deriva del mismo tipo de evento endosimbiótico secundario (Bowler y cols., 2008). La TGL

ha sido extensa pues supera en un orden de magnitud a otros eucariontes secuenciados. La familia génica involucrada en el metabolismo de la poliamina está sobrerepresentada, al igual que la familia de las histidina-quinasas, las ciclinas y los factores de transcripción de *shock* calórico.

Algas

El origen endosimbiótico primario de los plastidios, hace más de 1.000 Ma, condujo a la evolución de las algas y de las plantas. El genoma de *Cyanophora paradoxa* ha permitido comprobar el origen único de los plastidios primarios en el supergrupo Plantae (Price y cols., 2012). El alga ha retenido los rasgos ancestrales para biosíntesis de almidón, fermentación y de traslocación de proteínas de los plastidios que comparten las plantas y las algas. Pero carece de las proteínas complejas para captar la luz, típicas de los eucariontes. Su genoma también muestra trazas de una cercanía ancestral con parásitos como Chlamidiae, que habrían donado genes de sus plastidios para el almacenamiento de polisacáridos, en el citosol. El genoma de *C. paradoxa* apoya fuertemente el origen monofilético de Plantae.

Plantas

El sorgo es un pasto africano relacionado con la caña de azúcar y el maíz, utilizado para alimentación, obtención de fibra y combustible. El genoma de *Sorghum bicolor* consta de aproximadamente 730 Mb. La recombinación genética abarca un tercio de su genoma con un orden y densidad similar a la del arroz. La acumulación de retroposones con repeticiones terminales largas (LTR), en la heterocromatina del sorgo, explica el 75% del aumento de su tamaño genómico con respecto al arroz. Aunque la distribución de genes y del ADN repetitivo se ha preservado desde la poliploidización (70 Ma), la mayoría de los genes duplicados han perdido algunos elementos, previo a la divergencia sorgo-arroz. Cerca del 24% de sus genes son específicos de las gramíneas y 7% son específicos del sorgo. Las duplicaciones recientes de los micro ARN se supone que habrían contribuido a la tolerancia a la sequía. La genómica comparada señala que muchos pares de ortólogos han sufrido duplicaciones recientes que definen 19.542 familias de genes conservados desde el ancestro común entre el sorgo y el arroz (Paterson y cols., 2009).

El origen de las angiospermas es considerado un *misterio abominable,* por su enorme radiación en una estrecha ventana de tiempo geológico. Su origen se estima en 160 Ma y su radiación ocurre poco antes de finalizar el Cretácico. La planta *Amborella trichopoda*, originaria de nueva Caledonia, es la única especie hermana de todas las angiospermas vivientes. La secuenciación de su genoma permitió identificar una duplicación genómica anterior a la diversificación de las angiospermas, pero ninguna duplicación posterior. *Amborella* presenta nuevas familias génicas, duplicaciones puntuales e interacciones flo-

rales entre proteínas que tuvieron una aparición temprana en las angiospermas ancestrales. Sus elementos transponibles son antiguos, altamente divergentes y sin trazas de radiación reciente. Tampoco se encontraron evidencias de poliploidía que facilitasen la comprensión del origen poliploide de las angiospermas y la hexaploidizacion genómica de las eudicotiledóneas. Su genoma consta de aproximadamente 10.088 genes *(Amborella* Genome Project, 2013).

Betarraga

La betarraga azucarera (*Beta vulgaris spp. vulgaris*) es un cultivo importante en los climas templados y entrega aproximadamente el 30% de la producción anual de azúcar. Es también una fuente de bioetanol y de alimento para el ganado. Su genoma consta de 18 cromosomas y su tamaño genómico se estima entre 714 y 758 Mb. Comparte la triplicación genómica ancestral junto a otras eudicotiledoneas. Aproximadamente 85% de su genoma pudo ser asignado a cromosomas específicos. La identificación de sus genes servirá para dirigir y maximizar el potencial de la planta como un producto de energía biotecnológica (Dohm y cols., 2014).

Protistas

El parásito intestinal causante de la amebiasis, *Entamoeba histolytica,* es un fermentador obligado cuyas enzimas son de tipo bacteriano. No obstante, carece de proteínas del ciclo de los ácidos tricarboxílicos y de la cadena mitocondrial transportadora de electrones. Posee una variedad de adaptaciones metabólicas compartidas con otros protistas patógenos amitocondriales *(i.e., Giardia lamblia* y *Trichomonas vaginalis*). Entre ellas está la reducción o eliminación de muchas vías metabólicas mitocondriales, pero mantiene las enzimas para el estrés oxidativo, generalmente asociado a procariontes anaeróbicos (Loftus y cols., 2005). Los análisis filogenómicos evidenciaron muchos genes transferidos lateralmente desde bacterias, expandiendo sustancialmente el repertorio metabólico y los agentes quimio-terapéuticos de *Entamoeba*. Pero también se reporta pérdida secundaria de genes. Su genoma además contiene la expansión de muchas familias génicas, especialmente las asociadas con la virulencia. También se aprecian repeticiones en tándem del ARNt.

Paramecium tetraurelia

El genoma macronuclear del *Paramecium* está compuesto por un 28% de secuencias C-G y carece de secuencias altamente repetidas. Esta limitada representatividad dinucleotídica no puede explicarse por un sesgo en el uso de codones ni por metilación de las citosinas, dado que este fenómeno no ha sido observado en este organismo. Su genoma con cerca de 40.000 genes lo erige como uno de los organismos con mayor número de genes. Gran parte de esta redundancia deriva de las tres rondas de duplicaciones genómicas totales que se han inferido a partir del análisis de su genoma. La redundancia genética en *Pa-*

ramecium ha sido inesperada y señala la enorme amplitud de taxa en que las duplicaciones han jugado un rol preponderante (Meyer y Van de Peer, 2003, 2005).

La duplicación en *Paramecium* se caracteriza por una extremada conservación sinténica, ya que solo se han encontrado evidencias de ocho translocaciones y 76 inversiones. Su material duplicado contiene 68% de familias génicas. El 32% restante corresponde a genes que han retornado al estado de copia única por pérdida de parálogos. El 51% de los genes del *Paramecium* está en dos copias, superando a todo organismo estudiado previamente. La retención de las duplicaciones ancestrales basadas en la relación Ka/Ks muestra un fuerte efecto purificante. Esta tolerancia se debería al dimorfismo nuclear. En efecto, la ploidía del macronúcleo está sujeta a regulación fisiológica para mantener una relación núcleo-citoplasmática constante; en cambio, es factible que las duplicaciones del genoma micronuclear no la alteren.

Los protistas ciliados son muy particulares porque tienen separadas las funciones somáticas de las germinales. Cada célula tiene dos tipos de núcleos, un micronúcleo mayormente silente y varios macronúcleos poliploides. Estos últimos contienen un genoma altamente reorganizado en cuanto a su expresión y se dividen por un proceso no mitótico. El micronúcleo experimenta meiosis para perpetuar la información genética; en cambio, los macronúcleos se pierden en cada generación sexual y se regeneran a partir del linaje micronuclear. Durante el desarrollo macronuclear, los cromosomas se amplifican hasta llegar a unas 800 copias que posteriormente eliminan. Los elementos transponibles y otras secuencias repetidas son eliminadas mediante fragmentación cromosómica, adición telomérica *de novo* o deficiencias internas de longitud variable. Estos reordenamientos ocurren después de la endorreduplicación y producen cromosomas macronucleares acéntricos de entre 50 y 1.000 kb de longitud. El número exacto de cromosomas micronucleares (más de 50) y la estructura de sus centrómeros y telómeros, son aspectos aun desconocidos.

Los ciliados evolucionaron de un ancestro que tenía como endosimbionte un alga roja que dio origen a los cromistas y alveolados. Sin embargo, la ausencia de genes característicos de esos clados, en *Paramecium* implica pérdida ya que no hacen fotosíntesis como las algas. Alternativamente, la endosimbiosis podría no haber ocurrido en el clado basal de los cromoalveolados. Entonces, su ausencia no sería por eliminación sino porque nunca los adquirieron. El análisis filogenético indica que las duplicaciones de *Paramecium* ocurrieron después de divergir de *Tetrahymena,* sugiriendo una posible relación causal entre duplicación genómica y especiación. En efecto, la pérdida génica diferencial en distintas poblaciones de *Paramecium* sugiere que su especiación explosiva es una consecuencia neutra de la duplicación genómica y no el resultado de procesos evolutivos adaptativos, como la colonización de

nuevos nichos ecológicos (Aury y cols., 2006).

El genoma de las esponjas y la evolución de la complejidad animal

Las esponjas son un antiguo grupo de animales cuya divergencia de los otros metazoos sobrepasa los 600 millones de años. Su multicelularidad requirió la evolución de mecanismos que coordinasen la división celular, el crecimiento, la especialización, la adhesión y la muerte. Como las esponjas carecen de intestinos y sistema nervioso, se les agrupa dentro de los Parazoos, un grado de complejidad por debajo de los Metazoos. El genoma de la demoesponja *Amphimedon queenslandica*, indica una gran similitud con los otros animales en cuanto al contenido, estructura y organización genómica (Srivastava y cols., 2010). Su genoma contiene muchos elementos señalizadores del desarrollo y otros que son factores de transcripción. Ello sugiere que el ancestro de los metazoos tenía una *caja de herramientas* del desarrollo como la de los bilaterados complejos. El genoma está formado por unos 18.000 genes con marcada conservación estructural. Pero carece de ciertos elementos conservados en otros animales, aunque su organización génica muestra sintenia conservada. Esta característica no se aprecia cuando se comparan los coanoflagelados con otros animales. El genoma de *A. queenslandica* tiene claras evidencias de expansión de las familias génicas por duplicaciones en tándem *(i.e.,* factores de transcripción con homeodominios *hélix asa hélix,* familias génicas de las kinasas, etc.). La comparación de ortólogos entre esponjas y otros animales apoya el agrupamiento de placozoos, cnidarios y bilaterados, como distintos de los eumetazoos. En dicha filogenia, las demoesponjas forman un linaje altamente divergente. Además, la topología del árbol no apoya la diferenciación entre diploblásticos y triploblásticos. Aunque los planes corporales de los metazoos generaron una amplia diversidad orgánica, el de las esponjas ha sido muy conservado. Se aventura que podría deberse al ensamblaje de los microARN y las diferencias cuantitativas con los mecanismos cisregulatorios de los metazoos. Cada molécula de microARN puede tener como blanco cientos de ARNm. Así, los microARN habrían sido muy eficaces en la modificación de la expresión génica. Consecuentemente, tamponarían las perturbaciones ambientales al conferir mayor robustez a los programas genéticos del desarrollo (Hornstein y Shomron, 2006; Peterson y cols., 2009). En resumen, el ancestro metazoo heterótrofo y de reproducción sexual, habría tenido la capacidad de percibir, responder y explotar el ambiente que lo rodeaba al mismo tiempo que mantenía la homeostasis multicelular (Srivastava y cols., 2010).

Ctenóforos

Estos predadores planctónicos tienen un sistema de locomoción ciliada muy sofisticado y un comportamiento y desarrollo ontogenético distintivo.

Contrastando con otros metazoos basales, tienen un complejo sistema nervioso y además un sistema muscular derivado del mesodermo. El origen de su sistema nervioso es desconocido. El genoma de *Pleurobrachia bachei* junto con el transcriptoma de otros 10 ctenóforos muestra una gran diferenciación de los genes neurogénicos, de inmunidad y del desarrollo (Moroz y cols., 2014). Los análisis basados en las similitudes de las familias génicas lo sindican como el primer linaje de metazoos. También incide la ausencia de genes *Hox*, de los micro ARN, y por presentar un complemento inmune altamente reducido. De sus dos sistemas nerviosos, el primero tiene naturaleza peptídica. Sus neuronas pueden ser al mismo tiempo isopolares y multipolares. Se postula que estos sistemas nerviosos habrían evolucionado independientemente debido a la ausencia de genes de destino neuronal y del diseño *(e.g., Hox)*, y por la ausencia de algunos componentes críticos para la función sináptica. Muchos genes específicos para la función neuronal de los bilaterados, como también los de las vías neurotransmisoras, no existen ni se expresan en las neuronas. Los datos metabolómicos y fisiológicos sugieren que su sistema nervioso y los músculos mesodérmicos (que controlan el hidroesqueleto, la forma del cuerpo y la captura del alimento), habrían evolucionado independientemente de otros animales. Aproximadamente el 90% de sus genes codificantes se expresan al menos en algún tejido o etapa del desarrollo. Unas 300 familias de elementos transponibles constituyen el 85% de su genoma. Su complemento de genes específicos de los animales es muy reducido. Por ejemplo, los genes que especifican el mesodermo no se encuentran en *Pleurobrachia* ni en el transcriptoma de otras 10 especies analizadas. Su genoma codifica para un mayor número de enzimas editoras del ARN, lo cual se condice con la gran cantidad de proteínas de unión al ARN. Aparentemente, los ctenóforos no usan serotonina, acetilcolina, dopamina, noradrenalina, adrenalina, histamina o glicina como mensajeros intracelulares. Aparentemente, habría ocurrido algo extraordinario en la evolución del sistema nervioso de estos animales ancestrales; ya sea que el sistema nervioso existió en el ancestro común y luego se perdió en ciertos linajes, o bien que los ctenóforos inventaron su propio sistema nervioso, lo cual es igualmente desconcertante (Ryan, 2013, 2014).

Cefalópodos

Los cefalópodos son predadores activos, con un repertorio conductual ampliamente sofisticado. Tienen el sistema nervioso más desarrollado de todos los invertebrados y presentan innovaciones morfológicas espectaculares, incluyendo ojos del tipo vertebrado y un sistema de coloración adaptativa altamente complejo. El genoma de *Octopus bimaculoides* no muestra evidencias de duplicaciones genómicas totales y su repertorio génico del desarrollo y neuronal es muy similar al que se encuentra en otros invertebrados

bilaterados. Presenta una masiva expansión de la familia génica de las protocadherinas y de los factores de transcripción dedos de zinc, previamente considerados exclusivos de los vertebrados (Albertin y cols., 2015). Con respecto a la excitabilidad neural, se descubrieron grandes zonas de edición del ARNm que generan transcritos y diversidad proteica en los genes que rigen dichas funciones. También poseen cientos de genes específicos con alto nivel de expresión en la piel, las ventosas y el sistema nervioso. También existen reordenamientos genómicos a gran escala, estrechamente asociados con la expansión de elementos transponibles. Se aprecia una enorme expansión de algunas familias génicas y un gran remodelamiento genómico importante para sus innovaciones morfológicas. Se estima que el linaje pulpos-calamares divergió hace aproximadamente 270 Ma.

Equinodermos

El genoma del erizo de mar *Strongylocentrotus purpuratus* se compone de 814 Mb y codifica 23.300 genes, incluyendo algunos que inicialmente eran prerrogativa de los vertebrados. Su genoma es de tamaño similar al de los vertebrados, a pesar de las dos rondas de duplicación genómica total que habrían ocurrido en la evolución de su linaje. Algunas familias génicas tienen mayor expansión en los vertebrados que en los erizos, pero otras mantienen una relación 4:1, como se espera luego de dos eventos de poliploidización. La expansión del sistema inmunológico innato no tiene precedentes. Las GTPasas se encuentran casi en igual número que en los vertebrados. Los homólogos de proteínas relacionadas con la visión y la audición humana señalan la extraordinaria organización de los erizos. Su genoma también incluye un gran número de ortólogos relacionados con enfermedades humanas que afectan al sistema nervioso, endocrino, circulatorio, muscular y esquelético. La inmensa diversidad de motivos de unión contra patógenos provee un recurso antimicrobiano de mucho valor para la identificación de nuevas funciones inmunes con relevancia para la salud humana (Sea Urchin Genome Sequencing Consortium, 2006).

Tunicados

Los genomas de animales tan diferentes como las esponjas y los humanos muestran una cierta conservación global de su arquitectura. En cambio, el genoma del tunicado *Oikopleura* presenta una multiplicidad de transposones, un amplio repertorio de genes del desarrollo y la organización intrón-exón está disgregada, así como el orden físico de sus genes (Denoeud y cols., 2010). No obstante, su linaje ha preservado los rasgos morfológicos esenciales que mantienen el plan corporal del adulto y señala que las similitudes en la arquitectura genómica no es esencial para preservar morfologías ancestrales. Lamentablemente, no se profundiza en su misterioso origen.

Genómica comparada de cordados

La secuenciación de genomas completos ha abierto la posibilidad de explorarlos en forma comparada y así entender más cabalmente el árbol de la vida. Las comparaciones intergenómicas permiten comprender la diversidad biológica observando las moléculas fundamentales de los organismos.

El genoma de amphioxus *(Branchiostoma floridae***)**

Este cefalocordado que, junto con los tunicados y los vertebrados, divergió hace unos 550 millones de años, forma el Phylum Chordata. El genoma de 520 Mb de *Branchiostoma* contiene 21.900 genes codificantes de proteínas y un conjunto básico de genes de cordados, comprometidos en el desarrollo y la señalización celular, incluyendo 15 genes *Hox*. Este conjunto también incluye muchos genes que en los vertebrados cooptaron hacia nuevos roles, como el desarrollo de la cresta neural e inmunidad (Holland y cols., 2008). El alto nivel de polimorfismos genómicos sugiere o un gran tamaño poblacional efectivo o una alta tasa mutacional por generación. Los elementos transponibles constituyen 30% de su genoma y los transposones son dos veces más abundantes que los retrotransposones. Mantienen un alto grado de conservación de los grupos de ligamiento con humanos, gallinas y peces teleósteos. Los grupos parálogos identificados señalan varios eventos de duplicación génica masiva, ocurridos antes de la radiación de los vertebrados con esqueleto óseo. También se encontró un patrón de sintenia conservada cuádruple, que demuestra convincentemente dos rondas de duplicación genómica en el origen de los vertebrados y extiende la evidencia de duplicación genómica a todos los genomas derivados de ellos. En resumen, el genoma del amphioxus ha entregado evidencia concluyente de las dos rondas de duplicación genómica para los vertebrados mandibulados. Estas duplicaciones habrían ocurrido después de la divergencia de los urocordados, pero antes de la separación entre peces óseos y cartilaginosos. También se especula que las duplicaciones fueron claves para la flexibilidad genómica mediante amplificación de secuencias codificantes y cisregulatorias. La redundancia genética del amphioxus habría permitido la emergencia de novedades morfofisiológicas, neurogénicas y esqueléticas, así como también un sistema endocrino muy elaborado en los vertebrados.

Los grupos de ligamiento reconocidos sugieren que el ancestro de los vertebrados tenía 37-49 cromosomas y que antes de la duplicación genómica específica de los teleósteos, las fusiones que ocurrieron en dicho linaje habrían reducido este número a 12 (Putnam y cols., 2008). Consistente con estimaciones previas, los genomas de las aves y los humanos comparten cuatro fusiones cromosómicas con los vertebrados de esqueleto óseo, sugiriendo una

constitución de 33 a 45 cromosomas. Así, la secuenciación de este genoma ha servido para corroborar la existencia de duplicaciones genómicas totales en el ancestro de los cordados, anticipadas en base al número de copias de los genes *Hox*. Muchos intensificadores transcripcionales están conservados a pesar de la distancia filogenética que los separa de los vertebrados. En cambio, los urocordados han perdido la mayoría de estos genes, incluyendo una diversidad de familias de caja homeótica y genes implicados en el metabolismo de las hormonas esteroidales. También se encontraron genes duplicados de opsinas que, al parecer, funcionan en la inmunidad innata y en los sistemas endocrinos. El genoma del amphioxus muestra un considerable grado de sintenia con el genoma humano. Carece además de algunas innovaciones presentes en los vertebrados, como la cresta neural, los huesos y el esqueleto.

Genomas de peces

La aparición de los peces con mandíbula (gnatostomados), a partir de la modificación de los arcos branquiales, es una transición notable en la evolución de los vertebrados (Mehta y Wainwright, 2007). Los gnatostomados se dividen en peces cartilaginosos o Chondrichthyes y óseos u Osteichthyes, cuya divergencia se estima en 450 Ma. La aparición de la mandíbula ocurrió junto a muchas otras novedades evolutivas, como los apéndices pareados y un sistema inmunológico centrado en inmunoglobulinas. El análisis genómico del pez cartilaginoso *Callorhinchus mili* señala que los genes codificantes han evolucionado más lentamente que en otros vertebrados, incluyendo los celacantos (Venkatesh y cols., 2014). Los cambios nucleotídicos afectan la organización de los intrones y exones. La tasa de reordenamientos intercromosómicos también es reducida, comparable a la de la gallina, pero sus desencadenantes son desconocidos. Su sistema inmune posee células altamente especializadas, con propiedades de unión antigénica poco convencionales. Esto sugiere que las funciones regulatorias y de las células T (que reconocen al complejo mayor de histocompatibilidad de clase II) eran mucho más elaboradas en los ancestros de los peces óseos debido a la adquisición de factores de transcripción.

La secuenciación del genoma de varias especies ha sido de gran utilidad para establecer el tipo y magnitud de los cambios en la evolución genómica de los vertebrados. Usando a *Tetraodon nigroviridis* (2n = 42) como referencia, se ha demostrado que la mayoría de los teleósteos contiene un exceso de pequeñas duplicaciones, en relación a los tetrápodos *(Figura 11-14)*. Los teleósteos también han experimentado duplicaciones segmentadas y totales, como en el pez cebra (*Danio rerio*, 2n = 50), que experimentó una tercera ronda de duplicación genómica. Pero, aunque solo algunos teleósteos son 3R y sus genomas difieren en dos órdenes de magnitud en relación a los peces 2R *(e.g.,* medaka,

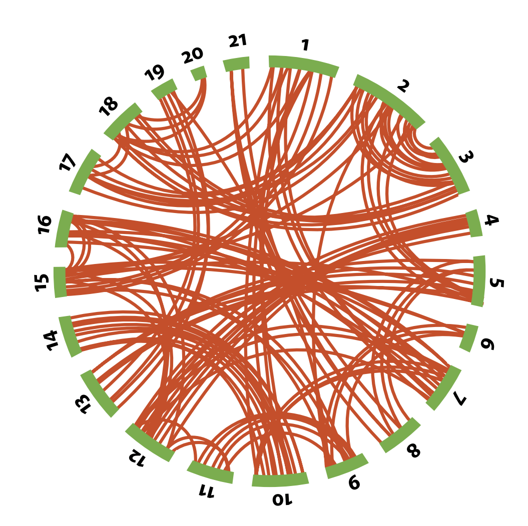


Figura 11-14 Duplicaciones génicas en el genoma de *Tetraodon nigroviridis*
El genoma de esta especie (2n = 42) presenta una profusión de segmentos duplicados. Las duplicaciones se señalan mediante líneas que unen los cromosomas dispuestos en círculo *(basada en Jaillon y cols., 2004).*

Oryzias latipes, y el fugu, *Takifugu rubripes),* comparten un alto grado de homología (Imai y cols., 2007). Consistente con el destino que pueden tener los cromosomas duplicados, los peces 3R muestran silenciamiento génico diferencial y pérdida masiva (o independiente) de genes. Como consecuencia, sus cromosomas homólogos exhiben grandes diferencias en el orden génico. Medaka y el pez globo verde tienen una tasa de sustitución nucleotídica dos veces más alta que la que separa a humanos de ratas. Aparentemente, la divergencia genómica de los peces ha jugado un rol importante en la radiación adaptativa del grupo. Al igual que en el resto de los eucariontes, este atributo parece haber sido muy importante para catapultar la rápida evolución de los vertebrados. En efecto, la divergencia genómica permite la neofuncionalización de vías completas, en vez de hacerlo a partir de genes individuales (Aparicio y cols., 2002).

El genoma de la gallina

El complemento cromosómico de *Gallus gallus* está distribuido en 38 autosomas y un par de cromosomas sexuales. La variación en tamaño de los autosomas es enorme, pues incluye microcromosomas que fluctúan entre 5 y 20 Mb. Las disposición de secuencias genómicas de ARN no codificante de la gallina no concuerda con las regiones sinténicas de los mamíferos. Estos genes se han traslocado a sitios distantes del genoma, pero sin acumulación de pseudogenes, como se esperaría si el proceso hubiese ocurrido por retro-

transposición.

Las aves evolucionaron separadamente de los mamíferos hace unos 310 Ma. Su genoma difiere del humano por aproximadamente 1,7 sustituciones/sitio en las secuencias ortólogas que han evolucionado neutralmente (International Chicken Genome Sequencing Consortium, 2004). El genoma de la gallina contiene entre 20.000 y 23.000 genes, un tercio menos que los mamíferos. Estas diferencias obedecen a una menor cantidad de repeticiones dispersas, de retroseudogenes y duplicaciones segmentadas (Schmutz y Grimwood, 2004). La misma comparación señala la existencia de conglomerados con funciones aun desconocidas en las aves. A la inversa, la mayoría de las secuencias funcionales de los mamíferos no se encuentran en la gallina. Estos datos sugieren que esas secuencias funcionales representan innovaciones recientes o alteraciones moleculares tan drásticas que impiden su identificación.

En la gallina se han reportado 51 genes duplicados por retrotransposición, a diferencia de los 15.000 genes que codifican proteínas en mamíferos. Pero además, estas pocas copias están dispersas (en vez de disponerse en tándem), de modo que no se puede invocar *crossing over* desigual para explicar su origen. Otra diferencia entre ambos taxa radica en el número de factores de transcripción (140 en la gallina; 400 en mamíferos) y en la ausencia de homólogos de interferón en la gallina. De acuerdo a esta información, la familia de ortólogos (interferones-α) sería una innovación evolutiva reciente y propia de los mamíferos. Su expansión y diversificación estaría asociada a diferentes desafíos patogénicos.

El genoma del ornitorrinco *(Ornithorhynchus anatinus)*

Este monotrema exhibe en su genoma una fascinante combinación de caracteres reptilianos y de los mamíferos. Los genes para las proteínas de la leche, propios de los mamíferos, están conservados, a pesar de que la especie se reproduce por huevos. Su genoma está compuesto de aproximadamente 18.500 genes, muchos de los cuales están implicados en la biología del animal, como la postura de huevos, su visión y el veneno. La expansión de la familia génica de inmunidad está asociada directamente con la biología del animal. Aproximadamente la mitad del genoma del ornitorrinco consiste en elementos repetidos dispersos, derivados de elementos transponibles. También presenta una elaborada variedad de micro ARN. La densidad y distribución de las secuencias repetidas CG refleja ciertos rasgos intermedios entre un mamífero y un reptil. Por ejemplo, la alta frecuencia de secuencias dispersas es similar al patrón descrito en mamíferos y contrasta con lo que se observa en los reptiles. Estas repeticiones del contenido CG están asociadas a la prevalencia de un tipo especial de elementos repetidos, lo que sugiere que la evolución de la impronta epigenética se produjo por acumulación de secuencias

repetitivas en los mamíferos euterios (Warren y cols., 2008).

Los cromosomas del ornitorrinco entregan evidencias de su ancestría con los reptiles, mientras que los cromosomas sexuales y la incipiente compensación de dosis lo liga con los mamíferos. No obstante, su sistema de determinación del sexo carece del gen *Sry* propio de los eutherios. Pero aunque los 52 cromosomas del ornitorrinco no muestran correlación con los microcromosomas de las aves, su peculiar sistema de determinación del sexo (con cinco cromosomas X) revela mucha similitud de alineamiento con el cromosoma Z de las aves y ningún alineamiento ortólogo con el cromosoma X humano. Este último antecedente implica que su X evolucionó directamente desde un sistema ancestral reptiliano que también comparten las aves.

Entre las peculiaridades anatómicas del ornitorrinco están sus espolones ponzoñosos, cuyo veneno ha evolucionado independientemente de los reptiles. Este rasgo habría evolucionado por duplicación y posterior diversificación funcional de las mismas familias génicas involucradas en la especificación de las β defensinas, estructuralmente similares a las crotalinas de las serpientes. Estos componentes del veneno evolucionaron a partir de un sistema que originalmente estaba involucrado en la defensa antimicrobiana, tal como en las serpientes (Whittington y cols., 2008).

El genoma marsupial

El primer marsupial cuyo genoma ha sido secuenciado, la zarigüeya de cola corta *(Monodelphis domestica,* 2n = 22), ha permitido una comparación estrecha con los mamíferos placentados o euterios (Mikkelsen y cols., 2007). La zarigüeya ha servido como organismo modelo en investigaciones biológicas, debido a que los recién nacidos pueden recuperarse del cercenamiento de la espina dorsal. Este atributo único ilustra la sorprendente capacidad regenerativa del sistema nervioso y hace surgir muchas preguntas sobre el rol adaptativo de tal peculiaridad.

El genoma de la zarigüeya está formado por unos 18.000-20.000 genes codificantes. Sus cromosomas son de gran tamaño (257 a 748 Mb) al punto que el más pequeño sobrepasa al mayor de los cromosomas humanos. Por el contrario, el cromosoma X de la zarigüeya es mucho menor que su homólogo en los euterios. El genoma de la zarigüeya ha mostrado un fuerte sesgo de conversión génica hacia ciertas secuencias nucleotídicas. También ha mostrado que existe una gran diferencia en la proporción de elementos codificantes y no codificantes, en comparación con los euterios. Respecto de las secuencias no codificantes, 80% son conservadas entre marsupiales y euterios. El 20% restante corresponde a adquisiciones recientes, originadas después de la divergencia entre ambos taxa. Muchos de los elementos conservados han sido insertados por elementos transponibles. Estos elementos han sido muy

importantes para aumentar el tamaño genómico y para la evolución de la regulación génica de los mamíferos.

La proporción de duplicaciones segmentadas (definidas como regiones pareadas con similitud nucleotídica mayor a 90% en 1 kb de longitud), no supera el 1,7% en la zarigüeya. En cambio, en otros amniotas fluctúa entre 2,5 y 5,3%. Las duplicaciones de la zarigüeya son cortas y muy pocas exceden los 100 kb. En cambio, abarcan 483 kb de promedio en humanos. Su distribución también es mucho más localizada, ya que 76% son intracromosómicas, separadas por 175 kb. En cambio, en los humanos las duplicaciones intracromosómicas abarcan solo 46% y la distancia que las separa es de 2,2 Mb.

El genoma de los mamíferos euterios tiene muchas duplicaciones segmentadas, estrechamente asociadas con la fragilidad cromosómica que posibilita reordenamientos de variada índole. En cambio en la zarigüeya, hay una escasa proporción de duplicaciones segmentadas que darían cuenta de la estabilidad cariotípica de los marsupiales. Recordemos que los marsupiales (tanto australianos como sudamericanos) se agrupan cariotípicamente en tres grupos, con 14, 18 y 22 cromosomas. Este estrecho rango de variación contrasta con el de los mamíferos euterios.

La sintenia detectada entre la zarigüeya y el hombre confirma que el genoma de los marsupiales está en la base de la diversificación de los mamíferos. Por ejemplo, el cromosoma X de los euterios contiene grandes regiones del X ancestral. Pero también posee una región reciente, que se traslocó desde los autosomas, luego de su separación de los marsupiales *(Figura 11-15)*. Los ortólogos de genes que confieren inmunidad son altamente divergentes en la zarigüeya, lo que sumado a la presencia de receptores para los linfocitos T, contradice las ideas tradicionales acerca del primitivismo del sistema inmunológico de los marsupiales.

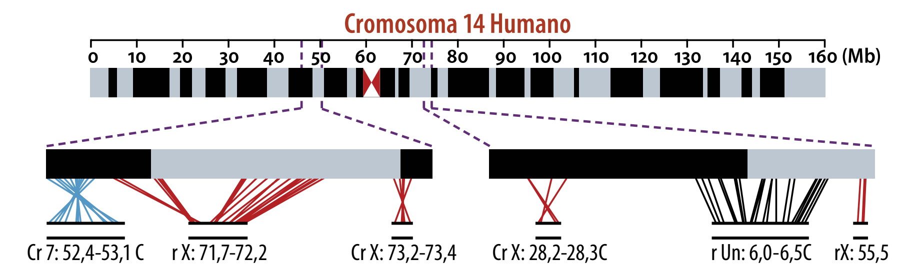


Figura 11-15 Sintenia del cromosoma X en marsupiales y placentados
Nótese que el cromosoma X humano está formado por secuencias presentes en el X y en diferentes autosomas de la zarigüeya.

El genoma de los euterios: la rata *(Rattus rattus)*

El genoma de la rata, compuesto de 2,75 Gb, es menor que el humano (2,9 Gb), y un poco más grande que el del ratón (2,6 Gb; Rat Genome Secuencing Project Consortium, 2004). Muchos genes encontrados en la rata (pero no en el ratón), aparecieron por expansión de familias génicas. Aproximadamente 30% del genoma de la rata se alinea solo con el ratón y una porción considerable de este segmento está formado por repeticiones específicas de la biología de la rata (olfato, reconocimiento antigénico y reproducción). Muchas de estas duplicaciones segmentadas en la rata están unidas en grupos que exceden 1 Mb. Son conglomerados con un alto grado de identidad, sugiriendo que el proceso de duplicación se ha mantenido por millones de años. Las regiones duplicadas se agrupan bimodalmente en dos pulsos, ocurridos hace cinco y ocho millones de años respectivamente. Se ha estimado que 90% de los genes de la rata poseen ortólogos estrictos tanto en el ratón como en los humanos. Pero los eventos de duplicación reciente han ocurrido solo en la rata y no en los otros dos referentes euterios. Estos genes específicos contribuyen a rasgos propios de la biología de los roedores (reproducción, inmunidad y metabolismo de toxinas). A la inversa, casi todos los genes de enfermedades humanas tienen ortólogos en la rata, enfatizando su capacidad adaptativa e importancia como organismo modelo para la ciencia experimental.

La comparación rata-ratón también muestra una fuerte correlación entre la tasa de microinserciones y microeliminaciones, como también entre la inserción de elementos transponibles y la sustitución nucleotídica. No obstante, es preciso puntualizar que estos eventos ocurrieron independientemente en ambos linajes. Los alineamientos ortólogos de la rata, comparados con ratón-humanos, comprenden 40% de las regiones eucromáticas y contienen la mayoría de los exones y elementos reguladores conocidos. Curiosamente, no más del 6% de la región eucromática está sujeta a constricción selectiva entre roedores y primates. El resto parece haber evolucionado neutralmente.

La tasa de evolución del ADN, estimada por la proporción entre sustituciones no sinónimas (Ka) y sinónimas (Ks) fluctúa entre 0,15 y 0,20 sustituciones por sitio entre rata y ratón. Pero si se agregan los humanos, oscila entre 0,5 y 0,65. Cabe destacar que, si la relación Ka/KS es menor que 0,25, indica selección purificante, mientras que Ka/Ks = 1 sugiere evolución neutra. Los valores mayores que 1 implican selección positiva. El aumento de la proporción Ka/Ks al agregar los humanos, indica que la rata tiene más sustituciones neutras en las regiones codificantes que el ratón. Esta tasa del ADN neutro es aproximadamente tres veces más alta en los roedores que en los humanos y, al comparar la proporción total de cambios genómicos, se aprecian más alteraciones en los roedores que en los primates. Por ejemplo, se han identificado

250 rearreglos mayores entre el ancestro roedor hipotético y los humanos. En cambio, solo se han identificado alrededor de 50 rearreglos que diferencian al ancestro múrido de la rata y del ratón. Aparentemente, las sustituciones neutras inciden positivamente sobre la tasa de cambios en los roedores.

Existen pocos genes propios de los roedores que no tengan contraparte en los humanos, lo cual indica que han aparecido pocos genes nuevos luego de divergir de los primates. Como la mayoría de los genes que codifican para proteínas tienen una estructura modular, el corto tiempo que separa a ambos linajes incide en la baja probabilidad de un ensamblaje independiente y funcionalmente exitoso.

Los elementos transponibles de la rata son repeticiones dispersas que fueron acumulando sustituciones en forma proporcional al tiempo que se incorporaban en el genoma. Alrededor del 40% del genoma de la rata corresponde a secuencias repetidas dispersas, derivadas de elementos transponibles similares a los del ratón. Esta proporción es bastante alta, pero menor que la reportada en humanos, donde las secuencias repetidas dispersas comprenden aproximadamente 50% del genoma.

El genoma del ratón *(Mus musculus)*

Los linajes de roedores y humanos se separaron hace 75 millones de años. Su tasa de diferenciación ha sido muy alta, ya que uno de cada dos nucleótidos difiere entre ambos taxa (Mouse Genome Sequencing Consortium, 2002). El genoma del ratón está formado por unos 3.000 millones de pb (2,5 Gb) mientras que en humanos es 14% más grande (2,9 Gb). A nivel nucleotídico, 40% de las secuencias ortólogas del genoma humano se alinean con las del ratón y casi 80% de sus familias génicas tiene correspondencia 1:1 con el genoma humano. Otras familias génicas, como las involucradas en la inmunidad, el olfato y la reproducción, son específicas de los roedores y se han expandido enormemente en el ratón.

La tasa de sustituciones neutras, estimada a partir de transposones, fluctúa entre 0,46 y 0,47 sustituciones/sitio y es coincidente con aquella obtenida de los codones tetra degenerados. Por su lado, la tasa de sustitución en las regiones regulatorias altamente conservadas es mucho menor que aquella de regiones codificantes, pero mucho más alta que la tasa de evolución neutra.

Respecto de su origen, se sabe que las diferentes cepas de ratones de laboratorio provienen de una pequeña población fundadora. La comparación genómica entre estas cepas indicó una gran proporción de polimorfismos, sugiriendo que las cepas de laboratorio son mosaicos con una gran mayoría de segmentos derivados de *Mus musculus* y *M. domesticus* (Wade y cols., 2002).

El genoma humano *(Homo sapiens)* y del chimpancé *(Pan troglodytes)*

La secuenciación del genoma humano, concluida en 2001, abrió las puertas

al estudio de la historia evolutiva de sus genes y secuencias regulatorias (Li y cols., 2001; The Human Genome, 2001). La iniciativa pública estimó que hay unos 31.000 genes codificantes en el genoma humano. La otra iniciativa (Celera Genomics) estima el número de genes en 26.000, similar a lo reportado en las plantas complejas. De cualquier forma, estas cifras contrastan fuertemente con los 6.000 genes de la levadura, 13.000 de las moscas y 18.000 de los gusanos nemátodos.

Aproximadamente 43% del genoma humano está compuesto por cuatro clases de elementos repetidos. Entre ellos están los elementos dispersos cortos (SINES), los elementos dispersos largos (LINES), los elementos con repeticiones terminales largas (LTR) y los transposones. También se encontraron unos 20.000 seudogenes, de los cuales 70% son procesados. Aproximadamente 95% de los genes humanos no tiene ortólogos evidentes con los nemátodos y *Drosophila.* Los polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs) representan el tipo más común de variación poblacional del ADN humano y aparecen en aproximadamente uno de cada 1.000 nucleótidos.

El descubrimiento más sorprendente que emerge del análisis comparado entre los genomas de mamíferos euterios (rata/ratón versus chimpancé/humano) es que la mayoría de las secuencias conservadas en humanos no son codificantes. Su análisis señala similitud con elementos cisreguladores de genes asociados a la evolución morfológica y neurológica. La constancia de estos elementos apoya el paradigma Evo-Devo porque implica que las redes regulatorias han jugado un rol trascendente en la diversidad animal.

El genoma humano tiene muchas duplicaciones que han dado origen a nuevas funciones génicas, como lo ilustran los genes de la hemoglobina (α y β) o los conglomerados *Hox.* Estos genes duplicados han formado bloques de homología, los cuales están separados por otros derivados de aberraciones cromosómicas. Estos bloques incrementan la diversidad evolutiva del genoma y permiten aumentar la diversidad funcional, por los elementos que contienen.

Muchas proteínas humanas tienen dominios proteicos muy conservados y compartidos. Los nuevos dominios tienen que ver con adquisiciones recientes, como ocurre con los genes de la respuesta inmune (interferones y defensinas) y con los del sistema nervioso periférico (leptinas, priones, ependeminas).

El genoma del chimpancé ha permitido una comprensión más acabada de la evolución humana (Li y Saunders, 2005). Las secuencias nucleotídicas del ADN de ambas especies difieren entre 2,7 y 3,0%, pero varían interregionalmente debido a diferentes tasas de recombinación y de sustitución. Ambos genomas también difieren en el número de inserciones/eliminaciones y por duplicaciones recientes. Por ejemplo, en los humanos existen unos 7.000 transposones Alu mientras que solo existen 3.000 en los chimpancés (Bailey

y cols., 2003). Las duplicaciones segmentadas del chimpancé exceden las 30 megabases de longitud y muestran un 94% de homologías con las del genoma humano. De ellas, un tercio son específicas de humanos y 17% son específicas del chimpancé. Curiosamente, las regiones duplicadas específicas de humanos tienen mayor nivel de expresión que las del chimpancé, pero se desconoce el significado biológico de esa diferencia.

Una de las mayores diferencias genómicas humano-chimpancé afecta la estructura cromosómica, que muestra heterocromatina subterminal en los cromosomas de los simios, pero no en los humanos. Sin embargo, el cromosoma X ha diferido muy poco entre ambas especies (Cheng y cols., 2005). Respecto del tiempo de especiación, los datos genómicos señalan que la separación de ambos linajes se produjo hace 6,3 Ma. Esta estimación difiere drásticamente de la determinación paleontológica (17 a 20 Ma; *Figura 11-16).* Tal discrepancia podría explicarse tentativamente suponiendo que ambos linajes intercambiaron genes mediante hibridización, antes de separarse completamente. Esta proposición se basa en que la tasa de divergencia estimada para el cromosoma X es menor en 1,2 Ma que la de autosomas (Patterson y cols., 2006).

Las secuencias relacionadas con aspectos funcionales del genoma humano, inferidas de genes que se expresan en el cerebro, corazón, hígado, riñón y testículos, son marcadamente similares con el chimpancé *(Figura 11-17).* Esta similitud sugiere que las fuerzas evolutivas de ambos taxa son homologables en sus efectos y naturaleza. En cambio, la regulación génica entre las levaduras, insectos y humanos, es independiente o desacoplada *(Figura 11-18).* La expresión génica en el cerebro difiere muy poco entre humanos y chimpancés, mientras que la mayor divergencia se encuentra en el tejido testicular. Este

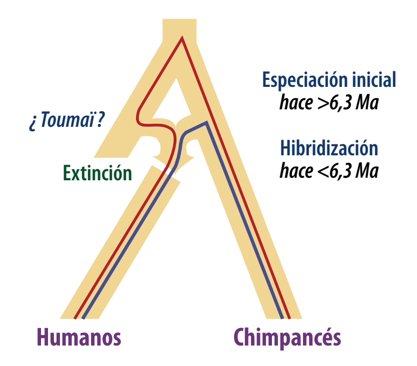


Figura 11-16 Humanos y chimpancés
Diagrama de una supuesta hibridización entre los linajes que dieron origen a humanos y chimpancés *(basada en Cheng y cols., 2005).*

patrón de constricciones proteicas en el tejido testicular se refleja paralelamente en las regiones codificantes del ADN. Respecto de las tasas de sustitución, la divergencia interespecífica, comparada con la intraespecífica, es consistente con las predicciones de neutralidad porque depende del tiempo de divergencia. Pero también existen algunos ejemplos de selección positiva, como en las secuencias génicas involucradas en la cognición y la reproducción masculina. Estas escasas diferencias génicas no son necesariamente indicadoras de la importancia de los cambios reguladores por sobre los estructurales. Más bien, ambos tipos de cambio han evolucionado concertadamente (Khaitovich y cols., 2005).

Las grandes diferencias morfológicas, fisiológicas y conductuales que separan a los humanos de los chimpancés, contrastan con la escasa divergencia nucleotídica entre ambos taxa. Esta aparente paradoja se explica porque los cambios regulatorios son más importantes en la diferenciación biológica que las mutaciones codificantes para proteínas.

La búsqueda de ortólogos que producen enfermedades en humanos, ha indicado que casi todos ellos tienen su contrapartida en los genomas de la rata y el ratón. Sus mutaciones producen fenotipos similares, de modo que las ratas siguen siendo modelos biomédicos importantes. Por ejemplo, el mismo diseño de hipopigmentación se aprecia en pacientes con pié baldo o en ratas

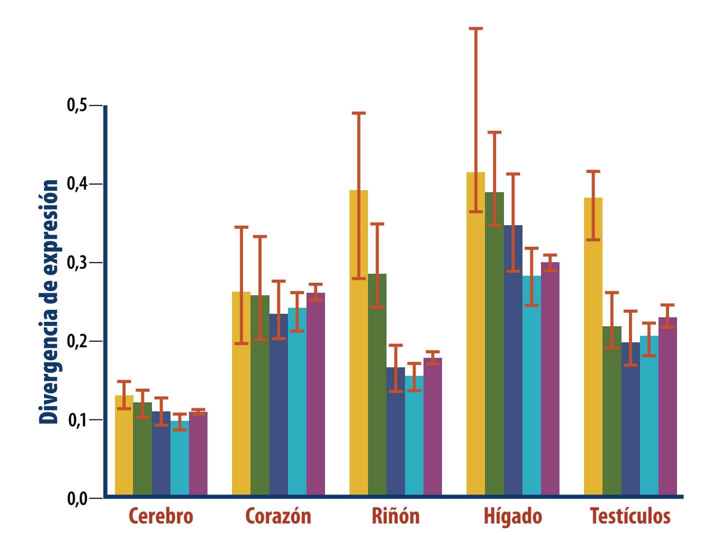


Figura 11-17 Divergencia en la expresión génica de cinco genes, entre humanos y chimpancés

La divergencia promedio de los genes, expresada en un tejido (color amarillo a la izquierda), y su correlación en cuatro tejidos (colores más oscuros a la derecha). *(Basada en Khaitovich y cols.)*

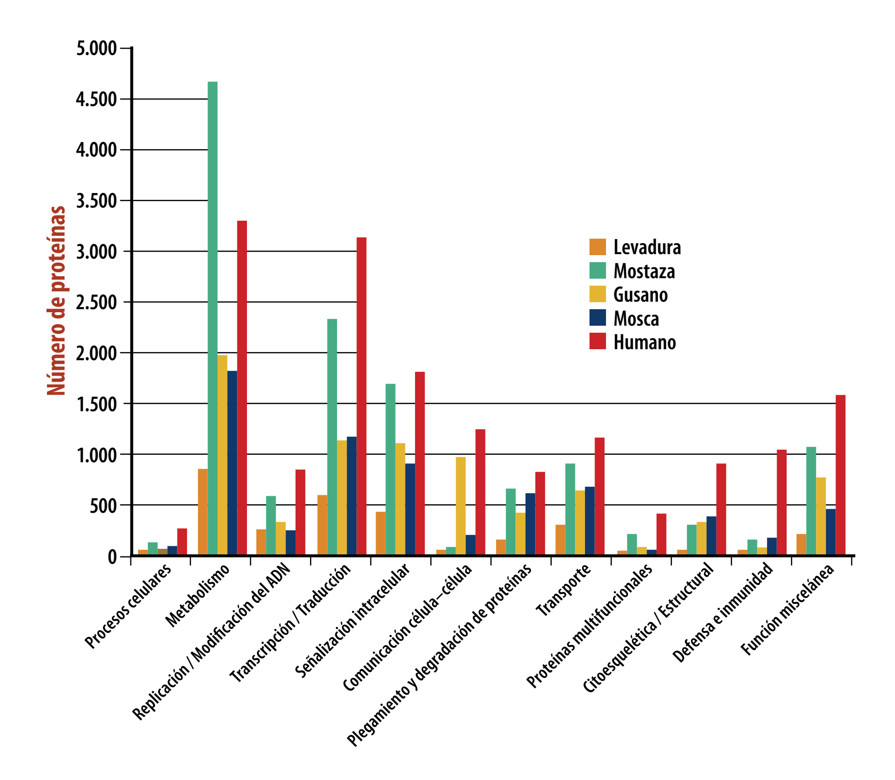


Figura 11-18 Expresión génica de proteínas en distintos organismos
Número de proteínas que permiten realizar distintas funciones moleculares, celulares y organísmicas, en levaduras, mostaza, nemátodos, insectos y humanos.

con un moteado dominante, producido por la acción de un protooncogen. No obstante, se han detectado 23 secuencias asociadas a enfermedades humanas cuyas variantes aminoacídicas son normales en el ratón. Estas incluyen el cáncer de mamas (BRCA1 y BRCA2), la fibrosis quística (CFTR) y la distrofia muscular de Duchenne (DMD).

El reciente análisis genómico que comparó chimpancés y bonobos, muestreados en 10 países africanos, señala que existió flujo génico desde estos últimos hacia los chimpancés (de Manuel y cols., 2016). Los eventos de introgresión génica habrían acaecido entre 200.000 y 550.000 años atrás y habrían sido muy extendidos.

El genoma antes y después de la secuenciación

La visión clásica suponía que el genoma era un sistema estable y renuente al cambio porque consistía en un conjunto de elementos coadaptados que

difícilmente podría funcionar homeostáticamente si era alterado. También suponía que cada gen codificaba para una sola proteína, de modo que el genoma *per se* determinaba todo rasgo organísmico mediante relaciones unívocas entre el genotipo y el fenotipo. Además, se asumía que la selección natural era el único mecanismo evolutivo y que la información del genoma era independiente del contexto en que se expresaban los genes. Es decir, se suponía que no había *tendencias internas* operando a nivel genómico. La visión clásica, en donde el genoma es el inicio de la causalidad lineal del desarrollo, se derivó de los resultados de las leyes mendelianas y de la teoría cromosómica de la herencia. Esta noción ha generado muchas paradojas y ha complicado enormemente la comprensión de qué se entiende por un individuo y cómo se logra la individuación (Gilbert, 2000a). La visión clásica, centrada en los genes, es inadecuada para entender a los organismos porque reduce el genoma a un sistema inmutable, compuesto por un conjunto de *átomos* que contienen el *programa genético* de la vida.

Muchas observaciones citológicas, como los efectos de posición en el maíz, las paramutaciones en bacterias, los elementos transponibles, la paradoja del Valor C, etc., contradicen a las premisas del modelo atomicista clásico. Otros hallazgos, que apuntan hacia el dinamismo genómico, son los efectos de posición cromosómica, el descubrimiento de los priones, la impronta genómica, la memoria posicional de las células y la transmisión de la información epigenética a la línea germinal. Actualmente sabemos que la reorganización genómica puede ser inducida por estrés celular u organísmico y que los genes están organizados en una jerarquía de módulos interactuantes. Esta nueva visión implica que la información hereditaria cuenta con características de cohesión, flexibilidad, mutabilidad y cambio evolutivo. Todo indica que el genoma representa un sistema regulador que responde activamente a fluctuaciones internas y externas. Es decir, está rodeado de contextos restrictivos y permisivos que son parte de un sistema con causalidad circular o recursiva. Esta recursividad señala que los genomas funcionan con la dinámica propia de los hiperciclos. Será tarea futura develar la naturaleza de ellos e integrarlos en una teoría coherente. En este sentido, la epigenética está forzando a una ampliación del marco conceptual de la genética, para que los procesos epigenéticos, aparentemente lamarckianos, sean compatibles y complementarios con la teoría evolutiva y no una paradoja irreconciliable.

En la actualidad existe un creciente consenso que señala las limitaciones del modelo genético mendeliano (Pigliucci, 2007). La evidencia empírica señala que el ambiente puede imponer efectos transgeneracionales que permiten generar variación heredable en animales, plantas y microorganismos. Muchos de estos efectos son el resultado de la transmisión de variación epi-

genética, genética, citoplasmática, nutricional, somática y conductual. Por lo tanto, la herencia no genética se perfila como un factor potente de evolución (Bonduriansky y Day, 2009).

Dinámica genómica y macroevolución

Los bacterias han demostrado poseer una riqueza genética tal que, dos de los tres urdominios de la vida, se componen del nivel de organización bacteriano. Sus genomas han seguido patrones muy complejos de evolución que pueden inferirse de las diferencias en el contenido de ADN entre ellas. Sin embargo, la variación entre taxa no está directamente relacionada con el grado de complejidad morfofisiológica. Este desacople se conoce como la *Paradoja del Valor C* y se ha explicado mediante hipótesis neutras (Roth y cols., 1997) o por invocación de una correlación adaptativa entre el tamaño del genoma y los desafíos ambientales (Hughes y Hughes, 1995).

Silenciamiento génico

A **Dominancia nucleolar:** El nucléolo es uno de los compartimientos genéticos más afectados, a causa de su rol en la biogénesis ribosómica y ciertos aspectos del ciclo celular (Matyasek y cols., 2003). Por lo tanto cambia en apariencia, número y tamaño según el nivel de ploidía de la célula, la fase del ciclo celular y el estado de transcripción del rDNA. La biogénesis ribosómica involucra la transcripción y el procesamiento de pre-RNA para generar los rRNA 18S, 5.8S, y 28S que se ensamblan a otras proteínas y al rRNA 5S. La expresión diferencial de genes se da por metilación de citocinas y por la acción del RNAi (Andersen y Panning, 2003). La familia multigénica mayor (rRNA 18S, 5.8S y 28S) organiza el nucléolo (NOR) y se manifiesta como constricción secundaria en los cromosomas (Pontes y cols., 2003). Sin embargo en los híbridos interespecíficos y alopoliploides, el NOR de una de ambas especies parentales es silenciado mientras que el otro se expresa (Zavala-Guillén, 2004). Aun se desconoce el mecanismo regulatorio de esta forma de silenciamiento que refleja ajustes homeostáticos funcionales que aseguran la respuesta adaptativa en el tiempo (Jaenisch y Bird, 2003).

B **Inactivación de los cromosomas sexuales:** Este fenómeno compensatorio iguala la dosis de producto génico entre ambos sexos, contabiliza el número de alelos e inactiva uno de ambos X en los mamíferos diploides (Goto y Monk, 1998; Ohlsson y cols., 2001). La disrupción de este mecanismo, al igual que la disrupción de la impronta genómica, genera disgénesis híbrida y esterilidad en mamíferos (Vrana y cols., 2000). Los tetraploides humanos también tienen alterado el mecanismo de compensación de dosis y generalmente son abortados por poseer variadas malformaciones congénitas (Guc-Scekic y cols., 2002).

Aun persiste la controversia sobre la importancia relativa de los cambios graduales o cuánticos en el genoma. Sin embargo, las grandes transiciones evolutivas *(i.e.,* procariosis/eucariosis, unicelularidad/multicelularidad, simetría radial/bilateral, invertebrados/vertebrados) parecen estar asociadas causalmente con la redundancia genética. Además, el proceso desencadenante de las innovaciones morfológicas y de la complejidad metabólica no parece ser la selección natural sino las duplicaciones genómicas (Gallardo, 2003). Estos fenómenos también están asociados con las novedades evolutivas de los vertebrados. En efecto, las cuatro copias de familias génicas, de los factores de transcripción dedos de zinc, del complejo mayor de histocompatibilidad, las aldolasas, las hormonas y los conglomerados *Hox* en mamíferos, contrastan con la copia única presente en los invertebrados y parecen derivarse de dos rondas de duplicación total (Arthur, 2002).

Luego de la fusión de linajes, los medios por los cuales se logra la correcta dosis génica y la segregación ecuacional de los cromosomas son variados y complejos (Comai, 2000). Por ejemplo, diferentes especies de sapos, con contenido tetraploide de ADN, muestran niveles de expresión génica propios de un diploide, con una meiosis diploidizada y patrones híbridos de variación alozímica. La expresión génica se mantiene por eventos epigenéticos de metilación del ADN o hipoacetilación de las histonas. Otros ajustes más drásticos, en helechos y angiospermas, incluyen eliminación de secuencias de ADN codificante y no codificante. La dominancia nucleolar y el apareamiento preferencial de cromosomas homólogos, en plantas poliploides, son otras formas de diploidización funcional que facilita la segregación normal de alelos (Wolfe, 2001).

Después de un evento de poliploidización, ambas copias de un gen pueden retenerse, transformarse en un pseudogen, o perderse. La retención de ambas copias puede resultar en selección para su función redundante y posterior coopción para un nuevo uso en alguna vía ontogenética relacionada.

La complejidad organizacional del genoma señala que, con el fin de llevar a cabo los múltiples requerimientos biológicos, han desarrollado vías transcripcionales interconectadas funcionalmente. Los organismos también han experimentado crecimiento del genoma y han complejizados sus redes genéticas y epigenéticas. Por ejemplo, la divergencia macroevolutiva de las hojas de las plantas y sus estructuras reproductivas aparecieron concomitantemente con la emergencia de las actinas y otras proteínas citoesqueléticas no presentes en sus ancestros (Meagher y cols., 1999). Estos interruptores moleculares, homólogos de los genes homeóticos animales, controlan el tiempo de la floración, la reproducción, la identidad y diferenciación de pétalos y sépalos, en las plantas (Lawton-Rauh y cols., 2000). Igualmente, la regula-

ción de la senectud y el control de las defensas inducidas por patógenos se ha producido por nuevo barajamiento de los dominios funcionales de proteínas preexistentes (Eulgem y cols., 2000).

Una de las más espectaculares contribuciones del conocimiento genómico atañe a la biología del desarrollo. Los genes homeóticos, altamente conservados e intercambiables entre organismos, incluso de diferentes phyla, forman una *caja de herramientas* que organiza el desarrollo. Pequeñas mutaciones regulatorias pueden producir dramáticos efectos fenotípicos. Por ejemplo, la pérdida de expresión de *Hox* en los arcos mandibulares de los gnatostomados está asociada directamente con la adquisición de las mandíbulas en los vertebrados (Mehta y Wainwright, 2007). A la inversa, la sobreexpresión de *Hoxb8* en las vértebras cervicales de los ratones se asocia con susceptibilidad frente a la leucemia y el fibrosarcoma. Por otro lado, las mutaciones que cambian la expresión de los genes *Ultrabithorax* y *Abdominal-A* en diferentes segmentos de los crustáceos, transforman un apéndice locomotor en un apéndice de alimentación. Pero también pueden reducir el número de segmentos que llevan apéndices y que diferencian a los crustáceos de los insectos (Gilbert, 2000b). Por otro lado, la expresión ectópica de genes homeóticos en las plantas puede transformar un órgano vegetativo en un componente floral (Honma y Goto, 2000, 2001). Estos patrones de expresión espacio-temporal proveen un mejor marco conceptual para comprender los procesos heterocrónicos y alométricos, que nada tienen que ver con cambios en la frecuencias alélicas (Mallarino y Abzhanov, 2012). La conservación evolutiva de estos códigos orgánicos desafía el concepto clásico de homología morfológica y da pie al concepto de homología molecular. Este se basa en que, si dos secuencias codificantes y sus vías bioquímicas (que conducen a la formación de un cierto rasgo) son las mismas en dos organismos lejanamente emparentados, tales estructuras deberían considerarse homólogas. Pero conociendo el rol de la TGL es arriesgado atribuir herencia vertical irrestricta

La corroboración de que los organismos están organizados en módulos interactuantes ha desacreditado las creencias clásicas del organismo como un todo. Sin embargo, el origen de la modularidad es un misterio. Si observamos las formas más simples, no se ve una organización clara compuesta de cabeza, tórax y abdomen. Entonces, ¿qué fenómeno biológico dio origen a la organización tripartita del cuerpo y a la existencia compartida de las tres capas germinales en los taxa más complejos? Las profundas implicaciones de la modularidad sugieren que el potencial reproductivo de los organismos no es alterado por cambios morfológicos que afecten otros módulos que no sean los reproductivos. Pero, más importante aun: el origen de la modularidad podría tener una explicación impensada.

Si aceptásemos que el origen de los phyla ha estado marcado por eventos de hibridización entre linajes que se estabilizaron generando morfologías quiméricas tripartitas (cabeza, tórax y abdomen), entonces la arquitectura modular del desarrollo podría reflejar la preponderancia de un código epigenético particular. Este código regularía la ontogenia del módulo que representa una parte específica del cuerpo. El origen de la organización modular de los organismos podría derivarse del acomodo de ambos genomas para coordinar los conflictos del desarrollo, cuando hay hibridización o duplicación genómica (Nielssen y cols., 2000).

La hibridización de linajes (que incluye la poliploidización), al igual que la simbiogénesis, son formas saltatorias y discontinuas de evolución. Involucran la fusión (o interacción no supresiva) de genomas completos. Estos fenómenos nada tienen en común con la teoría de la descendencia con modificación de Darwin ni con la evolución sincopada de Eldredge y Gould (1972). Al respecto, Darwin persuadió a los biólogos de que los organismos han evolucionado y propuso un método de evolución gradual y continuo. Aunque expresó que su visión no necesariamente era la única válida (Williamson, 2013), pocos biólogos contemporáneos se atreven a dudar de esa doctrina.

Lamentablemente, los biólogos moleculares no discuten las implicaciones evolutivas de sus hallazgos y creen que la verdadera contribución radica en el dato mismo. Esta crítica se está ventilando desde hace tiempo (Woese y Goldenfeld, 2009), como también la creencia de que la evolución procede por pequeños cambios graduales.

Segunda parte

Otro Curso de la Vida





Capítulo 12

Macroevolución



Introducción

Los conceptos de *macroevolución* y *microevolución* fueron acuñados en 1927 por el entomólogo ruso L. Filipchenko. Dobzhansky había sido estudiante de Filipchenko y le resultaba difícil equiparar la micro con la macroevolución, aunque más tarde definiría la evolución en términos de frecuencias alélicas. Para la síntesis moderna, la macroevolucion es el efecto extrapolado de procesos microevolutivos.

La noción de macroevolución cayó en desgracia con la publicación del libro herético de Richard Goldschmidt (1940), **Las Bases Materiales de la Evolución.** Pero más tarde fue revitalizada por la visión de Gould y Eldredge, quienes consideraban que se requerían procesos jerárquicos por sobre el nivel poblacional para explicarla *(i.e.,* selección de especies). En su obra **La Síntesis Inconclusa,** Eldredge (1985) critica fuertemente el pensamiento evolutivo actual. Y en **Wonderful Life** (1989), Gould señala que el origen abrupto, el número de phyla desconocidos y la disparidad morfológica de la fauna de Burgess Shale desafiaban las presunciones del neodarwinismo. Al respecto, se aventuró a sugerir que muchos restos fósiles tienen aspecto quimérico y enfatizó el significado de los equilibrios interrumpidos en la validación de una aproximación jerárquica a la macroevolución (Gould, 1982). Eldredge (1996) también se unió, aunque con escaso desarrollo, a las jerarquías en la macroevolución. Aclaremos que los equilibrios intermitentes no son una teoría de la especiación ni tampoco una sobre macroevolución. Sus postulados apuntan al despliegue de los eventos de especiación en tiempo geológico, aunque también apoyó ciertas formas de macromutación fuera del contexto

de los equilibrios intermitentes.

La posición mediadora de Gould (1982) utiliza el concepto de jerarquía para resolver lo que él denomina un pseudo problema. De este modo, el mismo proceso de variación y selección, operando a distintos niveles, generaría diferentes efectos a medida que se asciende en los niveles de la discontinuidad jerárquica. Creía que una vez que se forjase una teoría jerárquica propiamente tal, se daría a luz una nueva teoría. Esta formulación abrazaría la esencia del argumento darwiniano de manera más abstracta y general, con selección interindividual operando a todos los niveles, a fin de establecer los fundamentos de una verdadera teoría sintética. Por su lado, Lieberman y Eldredge (2014) limitan la macroevolución a nivel de especies, argumentando que no existe proceso alguno que ocurra sobre dicho nivel.

Goldschmidt fue un gran genetista que, en las primeras nociones de su visión heterodoxa, mencionó que existían *genes de tasa;* estos explicaban el rápido origen y la discontinuidades que no podían ser conciliadas por la variación geográfica suave. También negó la existencia de los genes corpusculares, dejó en claro la diferencia entre micro y macroevolución y desafió las más importantes premisas de la síntesis moderna basadas en continuidad y extrapolación. Con esto se completó su *herejía macroevolutiva,* que define el origen de las especies y taxa superiores reconociendo que debían iniciarse como nuevas especies. Pero también creía que los saltos morfológicos que acompañaban a estos eventos de especiación eran tan profundos que las especies descendientes debían designarse como un taxón nuevo desde el momento de su formación. Posteriormente, propuso que los cambios macroevolutivos eran producto de eventos genéticos diferentes de aquellos que producía las variaciones geográficas. Su propuesta incluía mutaciones sistémicas y reorganizaciones cromosómicas drásticas. Las mutaciones sistémicas representaban una alteración mayor del genoma, que cambiaban las condiciones iniciales al modificar el desarrollo. Por tanto, concluyó que las macromutaciones ocurrían por rearreglos cromosómicos, postulando que aquellas podían prevalecer solo bajo condiciones de endogamia o en ausencia de selección contra los heterocigotos (Bush, 1982). Estas ideas no están totalmente erradas, puesto que la poliploidía es el cambio más drástico que puede ocurrir a una célula (Comai, 2005). El fenómeno no es un callejón evolutivo sin salida y ha jugado un rol preponderante en la especiación híbrida y en la radiación adaptativa de las angiospermas (Stebbins, 1950; 1971) y paleopoliploides (Soltis y Soltis, 1999).

Goldschmidt también negó la existencia de la visión corpuscular de los genes y sostuvo que las especies están separadas por diferencias genéticas distintas de lo que conocemos como variaciones geográficas. En su visión, los

cambios son abruptos y no son dirigidos por el ambiente, aunque este puede eliminarlos por selección convencional. Como las inversiones, las translocaciones y otros cambios cromosómicos ejercían marcados efectos fenotípicos sin alteración de otros genes, las mutaciones puntuales no podían ser la única fuente de evolución. Estas reorganizaciones y sus cambios hipotéticos constituían las mutaciones sistémicas que permitían librarse de las vías microevolutivas ciegas. En efecto, en relación a los *monstruos esperanzadores,* Goldschmidt reconoce que el interés fundamental apuntaba a las constricciones y a la forma en que el desarrollo facilita la macroevolución. Los monstruos esperanzadores corresponden a productos fenotípicos de pequeños cambios genéticos que impactan a las primeras etapas de la ontogenia. Sus efectos en cascada, originados a partir de vías alternativas del desarrollo, pueden llegar a establecerse en ciertas condiciones poblacionales específicas. Como la regulación génica podía dar cuenta de grandes alteraciones fenotípicas, Goldschmidt descansaba en esta idea para otorgar esperanza a sus *monstruos*.

En síntesis, los aspectos más destacados de su visión incluyen:

1) La microevolución es una visión darwiniana penetrante, adaptativa e integral, pero solo a nivel de razas y especies.

2) La microevolución extrapolada no conduce al origen de nuevas especies, debido a que las poblaciones están separadas por brechas infranqueables que conducen a callejones diferenciados, pero sin salida.

3) Las nuevas especies aparecen por macromutaciones de efecto sistémico y no por la acumulación de micromutaciones. Las mutaciones sistémicas involucran fundamentalmente reorganizaciones cromosómicas que, como alteraciones fenotípicas, afectan las tasas del desarrollo en la ontogenia inicial. Entre tantas modificaciones drásticas, ciertos fenotipos, conocidos como *monstruos esperanzadores*, originaban las novedades evolutivas trascendentes.

4) La naturaleza de las vías de expresión fenotípica alterna y continua dirige las alteraciones hacia otras que permiten la viabilidad de las macromutaciones y, por ende, la génesis saltatoria de los taxa superiores.

Muchos autores son poco claros al diferenciar entre macroevolución y microevolución. Algunos dicen que este proceso macroevolutivo ocurre a nivel poblacional, mientras que la macroevolución obedecería a cambios evolutivos a *gran escala*, sin definir exactamente qué implica *gran escala.* Otros afirman que la macroevolución correspondería a patrones evolutivos expresados en cientos de millones de años y que equivalen a la evolución de los taxa superiores (origen de los órdenes o las familias). Una definición más adecuada debería entender la macroevolución como la suma de los procesos que explican las transiciones evolutivas (y los estados de los caracteres) que sirven para

diagnosticar las diferencias entre las categorías taxonómicas superiores. Esta aproximación evita el problema que surge de la separación entre evolución bajo y sobre el nivel de especies. Si las cosas fuesen así, entonces la macroevolución incluiría el estudio de la especiación sin estar restringida a ella. Una visión no reduccionista de lo que significa la macroevolución debe considerar las propiedades emergentes. Es decir, aquellas que aparecen en los sistemas de nivel superior y que no pueden ser reducidas a sus elementos constituyentes. Más bien, las propiedades emergentes surgen de la interacciones entre sus subestructuras.

Respecto de la macroevolución, Darwin (1859) sostuvo que si se demostraba que *la evolución no proseguía por modificaciones pequeñas, su teoría quedaría desacreditada.* La síntesis moderna continuó con esta visión basada en la selección de pequeños cambios (Dobzhansky, 1970; Dobzhansky y cols., 1977). La alternativa de Gould (1977, 2002) sostiene que los cambios macroevolutivos se originan por selección operando en multiniveles entre especies o clados, y que el despliegue en el registro fósil es más bien sincopado que gradual. Pero estas proposiciones no explican la comprensión causal de las estructuras complejas ni son claras para discernir si sus efectos inmediatos son graduales o saltatorios. En cambio, la biología molecular del desarrollo propone redes complejas de regulación jerárquica (Davidson y Erwin, 2006) que resaltan la importancia del control epigenético mediante mecanismos que generan variación fenotípica saltatoria: heterotopía, heterocronía y heterometría (Gilbert, 2010). Davidson y Erwin infieren que todo es explicable mediante regulación génica. Pero, como ya se argumentó, su formulación carece de un proceso causal.

El genoma representa un atributo paradigmático de un rasgo complejo, cuyo análisis ha evidenciado que su estructuración en los eucariontes no tiene origen adaptativo (Koonin, 2009). Los procesos no adaptativos de la evolución genómica han servido de nuevos sustratos para la evolución secundaria de la complejidad fenotípica, sometida a selección natural (Lynch y Conery, 2003; Lynch y cols., 2011). Además, la complejización de las vías regulatorias (Tiechmann y Babu, 2004), la aparición de novedades evolutivas (Spring, 2003; Crow y Wagner, 2006) y los incrementos masivos del tamaño del genoma se explican por eventos drásticos y prácticamente instantáneos de poliploidización total o segmentada (Cui y cols., 2006; Marques-Bonet y Eichler, 2009). Esta evidencia desacredita a la gradualidad, debido a los profundos y casi instantáneos efectos fenotípicos registrados en los insectos holometábolos (Nadeau y Jiggins, 2010). Del mismo modo, la reprogramación genómica y morfofisiológica que ocurre en la metamorfosis de un insecto holometábolo *(e.g.,* entre la larva y el imago de las mariposas) origina extremidades articu-

ladas, alas y un nuevo aparato bucal, sin ninguna sucesión gradual de eventos (Gallardo, 2011).

En los círculos creacionistas se cree que las especies no pueden evolucionar por tener diferencias cromosómicas, aunque como hemos visto no hay barreras infranquables para la formación de especies. El aislamiento reproductivo es sobrepasado, en innumerables instancias, en el árbol de la vida. La macroevolución, entonces, ocurre por sobre el nivel de especiación, aunque todavía se debate si es que hay algún otro tipo de procesos que expliquen las tendencias y patrones en los niveles taxonómicos superiores. Adicionalmente, el reconocimiento de las especies como punto de inflexión entre micro y macroevolución supone que las especies tienen características únicas para el almacenamiento de la información genética. La hibridización por poliploidía es un proceso que incrementa la fuente de variación y origina individuos cuyos fenotipos quiméricos sugieren un proceso muy distinto.

El desglose macroevolutivo que sigue a continuación señala aspectos conflictivos sobre el origen de los planes corporales, las novedades evolutivas, el origen de los phyla y el controvertido origen de las larvas. La hibridizacion interfilética, propuesta por Williamson sobre este último tema, se revive aquí por constituir una posibilidad no explorada, pero denostada por apartarse de la ortodoxia. Estas materias no han podido ser resueltas por la síntesis moderna y siguen siendo explicadas por formulaciones ambientales *ad hoc.* Junto a los problemas macroevolutivos se desglosan varios mecanismos genéticos como la transferencia lateral de genes, la poliploidización, la hibridización de linajes y los mecanismos de regulación epigenética del desarrollo, como procesos conocidos. Sus drásticos y rápidos efectos pueden originar las disparidades que vemos en el registro fósil y que subsisten hasta hoy día.

Transferencia lateral de genes: flujo génico a través de la biosfera

La reconstrucción completa del Árbol de la Vida parecía ser solo una cuestión de tiempo. Esta esperanza se basaba en la creencia de que toda la trasmisión génica era vertical, pasando de ancestros a descendientes, como lo ejemplifica la herencia mendeliana (Sapp, 2009b). No obstante, los avances en genómica comparada demostraron que el genoma es un atributo organísmico mucho más complejo, dinámico y plástico, que lo que se creía inicialmente. Las expansiones y retracciones genómicas indican que se trata de un sistema abierto, moldeable que crece por incorporación de material genético foráneo. El atributo de permeabilidad celular posibilita el ingreso de ADN, sea directamente o mediado por un vector. La transferencia génica lateral (TGL) constituye uno de tales mecanismos en donde la incorporación de la información genética no requiere ancestría común. Una vez que se transfiere material genético desde una célula/organismo a otro, la recombinación entre el ADN del donante y el receptor permite su transmisión eficiente y perpetuación por bipartición *(e.g.,* en bacterias) o verticalmente, como ocurre con cualquier marcador cromosómico *(Figura 12-1).*

La TGL puede producirse por tres procesos genéticos: el primero es la *transformación bacteriana*, caracterizada por la incorporación de ADN ambiental hacia el interior de las bacterias, debido a la permeabilidad celular. Para que ocurra TGL deben darse varios requisitos, como la proximidad estructural del ADN donante, su estabilidad ambiental y su capacidad para incorporarse, insertarse y estabilizarse en el nuevo genoma. El experimento con ratones que Frederick Griffiths realizó en 1928, demostró que las cepas patógenas de

Streptococcus pneumoniae se incorporaban eficientemente y transformaban a las bacterias. Posteriormente, en 1944, O. Avery, C.M. MacLeod y M. McCarthy demostraron que el principio transformador de los neumococos era el ADN.

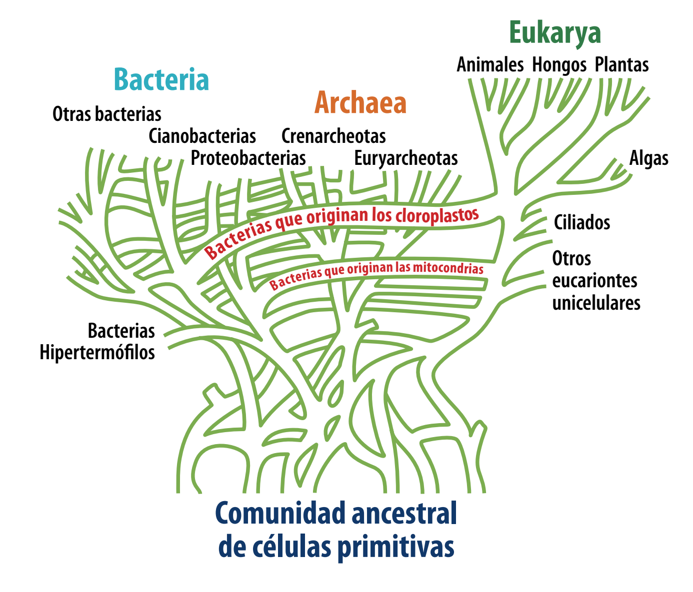


Figura 12-1 Representación esquemática de transferencia génica lateral (TGL)
La evidencia señala que los genomas de Archaea, Bacteria y Eukarya son quiméricos debido a procesos de incorporación de material genético que afectó al núcleo, las mitocondrias y los cloroplastos. Las múltiples anastomosis de las ramas basales del árbol de la vida reflejan el quimerismo y señalan que el ancestro común consistió en un conjunto de progenotes que intercambiaban ADN desenfrenadamente (Woese, 1998), confirmando que la TGL ha sido un componente evolutivo de la mayor importancia en el origen de la variación *(basada en Doolittle, 1999a).*

Un segundo mecanismo de TGL es la *conjugación bacteriana,* bien documentada en textos de genética. Este proceso permite la transferencia de genes que confieren resistencia a antibióticos. Por ejemplo, la proteína PBP2, que confiere resistencia a la penicilina a *Neisseria flavescens*, se ha transferido lateralmente. Un tercer mecanismo de TGL es la *transducción bacteriana.* En estos casos, un virus temperado es el vector que transfiere la información genética entre dos bacterias.

En los eucariontes se ha observado la TGL en ciertos protistas fagocíticos. En los animales se ha reportado asociada a elementos genéticos móviles debido a la barrera de Weismann. Es decir, la diferenciación entre la línea celular somática y la germinal impediría que las alteraciones somáticas se hereden. Esta diferenciación no existe en los organismos unicelulares ni en las plantas,

de modo que son mucho más permeables a la TGL de lo que se suponía.

Evolutivamente, la TGL es más rápida que la evolución por mutación/selección, de modo que su efecto puede ser más drástico y dar como resultado relaciones filogenéticas incongruentes. Estas incongruencias resultan porque ciertos rasgos, presentes en los linajes descendientes, pueden estar ausentes en sus ancestros. Esta nueva variable, la xenología (xeno= foráneo) implica que los algoritmos filogenéticos convencionales no son totalmente aplicables, pues se contraviene la transmisión vertical en que están basados. Por lo tanto, la metáfora para representar el árbol de la vida se acercaría más a un arbusto cuyas ramas se anastomosan (Woese, 1998). Pero, además, se sabe que durante la evolución han ocurrido frecuentes duplicaciones y pérdidas de genes. Por lo tanto, si no sabemos de antemano qué genes se han ganado/perdido (*indels*= inserciones y eliminaciones) o cuáles se han transferido entre los linajes basales del árbol, las relaciones evolutivas no deberían inferirse de un solo gen o familia génica (Martin, 1999). Como las células eucariontes se originaron por fusión entre un tipo de arquea y una bacteria, se postula un verdadero anillo de relaciones en la raíz del árbol de la vida, señalando la naturaleza quimérica de los genes nucleares de los eucariontes (Rivera y Lake, 2004).

Con el advenimiento de la genómica en la última década, la TGL se perfila como la manera más común de generar novedades evolutivas entre los procariontes, de modo tal que la idea darwiniana de bifurcación no representa adecuadamente la realidad del mundo microbiano (Sapp, 2009b). Consecuentemente, la construcción del árbol de la vida implica acomodar muchos procesos moleculares no imaginados hace 40 años.

La TGL excluye todo proceso de información a través de la mitosis o la meiosis, que corresponden a la herencia vertical. El proceso de TGL está en el corazón evolutivo de las bacterias, cuyos elementos genéticos móviles –el ADN egoísta, los fagos, plásmidos y transposones– son sus principales vehículos. El flujo lateral de información genética incrementa la variación existente en las comunidades de intercambio, pues ese flujo puede ocurrir múltiples veces entre muchos organismos simultáneamente. También afecta a las ideas concernientes al árbol de la vida, la noción del último ancestro común universal (LUCA), la naturaleza de las entidades biológicas y las reglas de la nomenclatura taxonómica (Koonin, 2014). Su trascendencia evolutiva se ha señalado por sus múltiples roles y poder explicativo. Entre sus roles se cuentan: incremento de la variación genética, adquisición de módulos genéticos que confieren adaptaciones genéticas instantáneas, complejización y crecimiento del genoma y, eventualmente, origen de nuevas especies (De la Cruz y Davies, 2000).

En un detallado estudio de comparación genómica se han identificado 234 eventos de TGL entre *Escherichia coli* y *Salmonella enterica.* Estos eventos han producido una *semejanza horizontal* entre ellas, desde que se diferenciaron de *Bacillus subtillis.* La TGL también se ha documentado entre las bacterias y arqueas hipertermófilas. Al respecto, alrededor de 24% de los genes de *Thermotoga maritima*, que pertenece al linaje basal de las eubacterias (y vive en ambientes a 80°C), son muy similares a los de las arqueas. La posición filogenética basal de *T. maritima* ha dado pie a la suposición de que la vida habría evolucionado a partir de ambientes con temperaturas extremas. El problema con esta proposición es que las primeras ADN polimerasas deberían haber sido termo resistentes. La TGL también está documentada entre las espiroquetas y las arqueas, y entre bacterias Gram-positivas y arqueas (Brown y cols., 2003). Del mismo modo, se ha reportado TGL de los genes que codifican para catalasas y peroxidasas entre las arqueas y ciertas bacterias patógenas (Faguy y Doolittle, 2000).

Las instancias mejor documentadas de TGL en los genomas de los eucariontes multicelulares involucran insectos, peces, plantas y al menos cinco órdenes de mamíferos (Pace y cols., 2008). La hipótesis de la complejidad señala que los genes cuyos productos participan en complejos macromoleculares proteicos son relativamente resistentes a la TGL (Abby y cols., 2012).

El origen de los eucariontes ha sido materia de debate por más de 100 años y se han propuesto muchas hipótesis, dado que el fenómeno implica una transición única e improbable. En este debate, también participa la visión centrada en el paradigma eucarionte, que ha hecho mucho ruido por su índole meramente retórica (Booth y Doolittle, 2015). Las evidencias obtenidas desde distintas líneas de trabajo *(ie.,* filogenética molecular, paleontología, bioenergética, bioquímica y biología celular) son congruentes en señalar que los eucariontes no representan el linaje original de la vida. Más bien corresponden a innovaciones relativamente tardías, por unión entre una arqueobacteria y uno o más componentes bacterianos (McInerney y cols., 2014). El mejor escenario para explicar el quimerismo genómico de los eucariontes señala que su linaje nuclear emergió desde el núcleo mismo de la radiación de las Arquea. En este sentido, la afiliación filogenética del Superphylum TACK (Thaum-Aig, Cren- y Korarchaeota) tiene fuerte apoyo como grupo basal (Guy y cols., 2014). Su importancia radica en que los genomas de las bacterias y las arqueas mantienen un flujo incesante de intercambios genéticos, expandiéndose por TGL y duplicación génica, pero contrayéndose mediante pérdida de genes.

El resultado de las comparaciones intergenómicas señala que la TGL es el proceso generatriz dominante de innovaciones y pérdida de genes involcucrados en los supergenomas de algunos procariontes (Puigbó y cols., 2014).

Mediante TGL se producen diferencias en los repertorios proteicos que cumplen un rol fundamental en la plasticidad fenotípica de las bacterias. Pero no solo eso. Los genes bacterianos pueden adoptar distintos modos regulatorios mediante adquisición de regiones promotoras divergentes no homólogas, e influenciar procesos claves como la patogénesis, la resistencia a los antibióticos y la utilización de nuevos sustratos energéticos. En la misma línea, el uso de la transcriptómica comparada ha mostrado que al menos 16% de la divergencia entre las cepas de *E. coli* pueden explicarse por mutaciones regulatorias que afectan a la arquitectura de sus promotores. Por ejemplo, la inversión de un solo promotor puede convertir una bacteria comensal en patógena. En otros casos, la utilización que *E. coli* hace del citrato ha evolucionado mediante la captura lateral de un promotor para la expresión de este transportador, previamente silente. La transferencia reguladora lateral permite que dichas regiones se intercambien entre las cepas independientemente de los genes que se regulen, incidiendo directamente en la adecuación biológica de los portadores, sin intervención de la selección natural.

Las redes metabólicas complejas requieren evolucionar frente al estrés debido a las condiciones ecológicas cambiantes y las presiones ambientales (Singh y cols., 2008). La TGL incurre en la organización modular y el tamaño de las redes metabólicas. Como resultado, la tendencia hacia la modularidad se reduciría desde los ancestros a los descendientes, debido a la especialización del nicho y a la incorporación de reacciones metabólicas periféricas (Kreimer y cols., 2008). Con todo, la conmutación hacia diferentes secuencias alternativas origina modificaciones funcionales debido al recableado regulatorio que complejiza la respuesta adaptativa (Oren y cols., 2014).

Transferencia de genes, cromosomas y genomas completos

La TGL ha suscitado un enorme interés debido a que confiere rápidamente adaptaciones complejas y funciones metabólicas esenciales para los organismos. Consecuentemente, aumenta la adecuación del individuo porque su descendencia hereda el beneficio y aumenta su frecuencia en la población (Vogan y Higgs, 2011). Los intercambios genéticos laterales no solamente involucran genes sino también cromosomas completos, genomas mitocondriales, cloroplásticos y también genomas nucleares, como veremos a continuación.

Los hongos patógenos de vegetales se adaptan rápidamente a las condiciones ambientales cambiantes, incluyendo los genes de resistencia frente a enfermedades. Este fenómeno usualmente ocurre en los genes efectores del patógeno, cuyas mutaciones le permiten evitar el reconocimiento por parte

de la planta huésped. Las especies del género *Fusarium* están entre los hongos más patógenos y tóxicos, que atacan preferentemente a los frutales. La TGL entre hongos patógenos (*Fusarium oxysporum*) y no patógenos (*Fusarium sp. lycopersici*) han señalado que la patogenicidad de esta última especie se debe a la transferencia de cromosomas completos (Mehrabi y cols., 2011). Luego del intercambio, la patogenicidad adquirida le ha permitido invadir nuevas plantas huésped, incrementando su adaptación y radio de acción ecológica. El análisis genómico de estas especies corrobora el origen polifilético de la especificidad del huésped debido a la transferencia de dos cromosomas (Ma y cols., 2010). Análisis similares de las estructuras reproductivas de los ascomicetes señalan dos orígenes independientes (Schoch y cols., 2009).

En las plantas, la TGL da cuenta de los genes mitocondriales que codifican para proteínas ribosomales y respiratorias. Así, se estima que 18% del genoma nuclear (aproximadamente 4.500 genes) de *Arabidopsis thaliana* tiene origen en cianobacterias.

La TGL ha creado duplicación y recaptura de genes perdidos durante su incorporación en el núcleo y es responsable de la presencia de genes quiméricos que forman un mosaico de elementos derivados de las monocotiledóneas y las dicotiledóneas (Bergthorsson y cols., 2003).

En *Amborella trichopoda* (que forma el grupo hermano del resto de las angiospermas) se ha detectado la transferencia de genomas mitocondriales completos y su fusión con el genoma estacionario. Su enorme contenido de ADN (3,9 Mb) proviene de seis genomas y del ADN mitocondrial proveniente de tres tipos de algas verdes, de un musgo y otras angiospermas. Este ejemplo resalta la compatibilidad genómica interindividual que finaliza con la fusión de los mismos y su posterior integración para formar un todo aun más complejo (Rice y cols., 2013). Frente a estos hallazgos, es digno de destacar que la hipótesis de fusión celular no es nueva. En los años 80, W. Zillig y colaboradores adelantaron que muchos caracteres compartidos entre los tres dominios de la vida eran evidencia incontrovertible del quimerismo que caracteriza a los eucariontes. La hipótesis también encaja plenamente con la teoría de la endosimbiosis seriada de Margulis, que enfatiza la fusión celular como fenómeno fundamental para la evolución de los eucariontes (Guy y cols., 2014).

Origen asexual de especies poliploides por TGL

Uno de los más espectaculares ejemplos de TGL lo constituye el traspaso genómico total reportado en *Nicotiana tabacum*. El estudio se basó en injertos, es decir, por vía asexual, y culminó con la formación de una nueva especie con el genoma duplicado. Los injertos también pueden producirse naturalmente

y su ocurrencia ha inspirado su aplicación agrícola y en la horticultura, desde hace cientos de años. Los injertos naturales resultan de la presión mecánica del enclavamiento entre los troncos o ramas. En el experimento referido, el fenómeno condujo a la fusión de tejidos y al establecimiento de nuevas conexiones vasculares que permitieron compartir el agua, minerales y metabolitos. En asociaciones de este tipo también se ha demostrado la transferencia del genoma completo de los cloroplastos. El experimento en *Nicotiana* utilizó dos líneas transgénicas de tabaco, marcadas diferencialmente a fin identificar la procedencia celular inequívocamente. Las dos líneas se injertaron y mantuvieron hasta que se fusionaron. Algunos explantes crecieron y se probaron a fin de corroborar su identidad genética y nivel de ploidía. La progenie F1 fue fértil y exhibió considerable variación fenotípica debido a algunas aneuploidías típicas de los poliploides vegetales sintéticos (Ozkan y cols., 2001).

En un segundo experimento se realizaron injertos con dos especies diferentes: *Nicotiana tabacum* y *N. glauca* (2n = 48) a fin de corroborar la transferencia horizontal de los genomas nucleares entre tejidos somáticos. El diseño experimental fue similar al anterior y los marcadores moleculares confirmaron la presencia de material genético de ambas especies originales en el brote generado por el injerto. La nueva especie fue denominada *Nicotiana tabauca* (2n [8x] =96. Sus descendientes F1 fueron fértiles, mostraron rasgos intermedios y su genoma contuvo doble cantidad de ADN en relación a sus progenitores. Este elegante experimento ha demostrado la factibilidad de la transferencia genómica interespecífica y ha enfatizado un mecanismo de especiación asexuado, incluso menos restrictivo que la hibridización entre linajes sexuados. Como la poliploidía confiere superioridad híbrida en las cosechas, estos hallazgos podrían tener gran relevancia para el desarrollo de la agricultura y de la biotecnología (Fuentes y cols., 2014). Evolutivamente, muestra la ocurrencia de especiación instantánea y el origen simpátrico de una nueva especie con diferentes grados de fertilidad según los reordenamientos cromosómicos a que haya lugar.

Transferencia lateral de genes a través del Árbol de la Vida

Inicialmente, la TGL se consideraba de alguna relevancia marginal en los procariontes y su existencia se infería del conflicto entre los árboles de genes o por patrones aberrantes de composición nucleotídica (Ochman y cols., 2000). Actualmente, el uso de redes para modelar distintos aspectos de los sistemas biológicos (regulación génica, vías metabólicas, interacciones proteicas y ecológicas, etc.) ha permitido discriminar inequívocamente entre el

componente vertical y lateral de la historia evolutiva. Por ejemplo, las redes formadas por más de medio millón de genes obtenidos de 181 genomas de procariontes secuenciados, permitió identificar la estructura de módulos que no corresponden estrictamente a la clasificación jerárquica. Como resultado, 80% (± 15%) de los genes de esos genomas experimentaron TGL en algún punto de su historia (Dagan y cols., 2008).

Tradicionalmente, se ha pensado que la TGL ha jugado un rol menor en la evolución de los metazoos. Sin embargo, los abundantes ejemplos en esponjas, cnidaria, rotíferos, nemátodos, moluscos, artrópodos y mamíferos, indican que no se trata de una mera curiosidad *(Tabla 12-1)*. En los rotíferos se han producido masivas instancias de TGL que han aportado genes provenientes de bacterias, hongos y plantas. Estos se han concentrado en las regiones teloméricas junto a diversos elementos genéticos móviles. Uno de estos genes de origen bacteriano aparente se sobreexpresa en *Escherichia coli* y origina una enzima activa (Gladyshev y cols., 2008).

En el molusco nudibranquio *Elysia chlorotica*, el conjunto de genes nuclea-

Grupo animal	Elemento transferido propuesto	Donantes
Poríferos	Genes para procesos de biomineralización	Bacterias
Cnidarios	Genes involucrados en diversos pasajes metabólicos Enzimas modificadoras de azúcar Toxinas formadoras de poros	Bacterias
Rotíferos	Genes involucrados en diversos pasajes metabólicos	Bacterias, hongos, plantas
Nemátodos	Elementos genéticos *Wolbachia* Elementos genéticos transponibles Genes involucrados en la biosíntesis del grupo haem Genes involucrados en el parasitismo vegetal Genes involucrados en la biosíntesis de la Vitamina B	Bacterias, insectos
Insectos	Elementos genéticos *Wolbachia* Genes involucrados en el parasitismo vegetal Genes para la biosíntesis de carotenoides	Bacterias, hongos
Arácnidos	Genes para la biosíntesis de carotenoides	Hongos
Crustáceos	Genes involucrados en el metabolismo energético y los mecanismos de defensa	Bacterias y hongos
Urocordados	Genes involucrados en la biosíntesis de la celulosa	Bacterias
Vertebrados	Enzimas del ciclo del gliocilato Genes para proteínas anticongelantes Elementos genéticos móviles	Bacterias, vertebrados, retrovirus

Tabla 12-1 Propuesta de elementos transferidos horizontalmente hacia los metazoos
Se indica el taxón receptor, el elemento transferido que se propone y el taxón fuente *(adaptado de Boto, 2014)*.

res funcionales que codifican para proteínas de los cloroplastos y síntesis de la clorofila, se transfirieron desde el alga *Vaucheria litorea.* Los análisis de secuenciación, transcriptómica e hibridización *in situ* avalan los datos expuestos (Schwartz y cols., 2014).

Dado el sesgo reforzado por la barrera de Weismann, no se han enfatizado los estudios de TGL en vertebrados. Esta situación ha alimentado la creencia (artificial) de una suerte de inmunidad génica en los animales superiores (Boto, 2014). Pero entre 0,4% y 1,3% de los genes de los vertebrados se han transferido lateralmente. Sin duda que en los eucariontes la TGL es más modesta que en los procariontes, pero en ningún caso es un evento raro. Ha estado presente y lo sigue estando en la mayoría de los taxa, incluyendo los humanos. Gran parte de estos genes tienen que ver con el metabolismo, indicando que la TGL ha contribuido enormemente a la diversificación bioquímica de la zoología (Crisp y cols., 2015).

Adquisición de adaptaciones complejas por transferencia génica lateral

If it could be demonstrated that any complex organ existed which could not possibly have been formed by numerous successive slight modifications, my theory would absolutely break down (Darwin, 1859: 190).

El crecimiento y el desarrollo vegetal son modulados por sistemas de fotorreceptores que proveen información respecto del ambiente circundante. Los dos mayores picos de acción en el espectro lumínico vegetal están asociados con, **a)** la región ultravioleta azul (como en los criptocromos y las fototropinas) y, **b)** el infrarrojo (fitocromos). En los helechos en cambio, existen fotorreceptores quiméricos (neocromos) que se adquirieron por TGL desde las hepáticas. El neocromo consiste en un dominio fitocrómico sensible a la luz roja que se ha fusionado con el dominio de la fototropina sensible al espectro azul. El estudio de los neocromos de los helechos y sus homólogos en las hepáticas señala que no evolucionaron independientemente, sino que fueron transferidos lateral y recurrentemente hace unos 180 Ma, mucho después que la divergencia entre ambos grupos, estimada en 400 Ma. Esta hipótesis concuerda con otros antecedentes sobre la adquisición de intrones mediante unos 80 eventos de TGL que abarcaron 833 especies de angiospermas. Al respecto, como el gametofito de los helechos no está protegido y crece en íntimo contacto con los de otros briofitos y helechos, se puede facilitar la entrada de elementos genéticos foráneos hacia su línea germinal. Ahora bien, como la

mayoría de las plantas responden al espectro azul, la capacidad para captar la luz roja sin duda que incrementó su respuesta fototrópica. Esta capacidad habría permitido la radiación adaptativa de los helechos para sobrevivir en las condiciones de escasa luminosidad que existe bajo el dosel del bosque (Li y cols., 2014).

En esta misma línea, también podemos mencionar los carotenoides, una clase de moléculas ampliamente distribuida y que cumple diversos roles metabólicos y ecológicos en los organismos. Las variantes de estos compuestos coloreados son sintetizadas por el mismo subconjunto de enzimas homólogas cuyas copias se distribuyen en varias especies de bacterias, arqueas, hongos y plantas. Los animales requieren los carotenoides para la ornamentación, por su rol antioxidante, como moduladores del sistema inmune o precursores de pigmentos visuales. Hasta el momento no se ha reportado ningún animal que haga sus propios carotenoides. Por lo tanto, la presencia y expresión de genes para la biosíntesis de carotenoides en los áfidos o pulgones (Hemiptera) ha sido corroborada como producto de TGL. Curiosamente, los áfidos de las arvejas se caracterizan por un polimorfismo cromático rojo/verde que influencia su susceptibilidad frente a sus enemigos naturales. El carotenoide toruleno se presenta solo en los organismos rojos. Sorprendentemente, se ha reportado que el genoma de los áfidos codifica múltiples enzimas para la biosíntesis de carotenoides. El análisis filogenético mostró que estos genes derivaban de los hongos y que habían sido integrados y duplicados en el genoma luego de haberse transferido horizontalmente. En cambio, los pulgones rojos presentan una región de 30 kb no presente en el morfo verde, debido a una mutación que causa reemplazo aminoacídico en la enzima desaturasa. Esta mutación incide directamente en el color rojo y en la pérdida del toruleno en sus portadores (Moran y Jarvik, 2010).

Otro ejemplo paradigmático se refiere al origen de la fotosíntesis en los procariontes. Nadie duda que la producción primaria de los organismos fotosintéticos es el soporte de todos los ecosistemas. La única excepción conocida a esta regla la constituyen los extremófilos que habitan en los ventiladores hidrotérmicos, en las profundidades marinas. Recordemos que el oxígeno (como un producto secundario de la fotosíntesis de las cianobacterias y otros descendientes) transformó el paisaje Precámbrico e hizo posible la complejización de la vida orgánica y el uso del metabolismo aeróbico. El origen de la fotosíntesis ha permanecido enigmático por mucho tiempo, no obstante sus profundos efectos globales. La comparación de los genomas completos de cinco grupos de procariontes fotosintéticos indica que la TGL ha sido fundamental en su evolución. La búsqueda de ortólogos ha evidenciado un mosaico de genes que provienen de historias evolutivas muy dispares, indicando cla-

ramente su origen lateral (Raymond y cols., 2002).

Recapitulando: la herencia vertical, como única forma de explicar la evolución mediante selección natural, ha sido desacreditada. Los marcadores moleculares demuestran que las adaptaciones complejas, e incluso la formación de especies, se adquieren sin el concurso de la selección natural. La creciente información genómica indica que los intercambios se han producido a todo nivel: entre bacterias, entre bacterias y eucariontes, entre bacterias y arqueas, entre bacterias y hongos, entre bacterias y animales, etc. La información transferida se ubica en diferentes regiones del genoma, sin ortología posicional y por lo tanto apuntan a un traspaso horizontal que se evidencia entre los dominios básicos de la vida (Syvanen, 2012; Raymond y Jarvik, 2010). Claramente, el material hereditario ha fluido y sigue fluyendo a través de la biosfera como si se tratara de un solo organismo global.

Alopoliploidía: hibridización de linajes y duplicación genómica total

La especiación por hibridización y subsecuente introgresión, es común y está bien documentada en las plantas y animales. Una variante de este fenómeno ocurre mediante duplicación cromosómica y genómica de linajes independientes. En tales casos, el proceso se denomina *alopoliploidización.* La poliploidización es fundamental en el crecimiento cuántico del genoma y en la enorme diversidad de formas de vida que observamos, independiente de las disputas partidistas.

La poliploidización ha tenido una gran importancia en el origen de nuevas especies y constituye el cambio genético más drástico, funcionalmente más eficaz y evolutivamente más trascendente que puede sufrir un genoma determinado. A pesar de que existen muchos conflictos intergenómicos para la fusión de los subgenomas intervinientes, se logra la singamia, se endorreduplica el genoma y se abren nuevos espacios para explorar vías regulatorias alternativas (Teichmann y Babu, 2004). El efecto inmediato de la poliploidización es que todos los genes y sus vías de control se duplican, produciendo diversos efectos nucleotípicos que incluyen modificaciones en la tasa transcripcional, en el ciclo y en el volumen celular (Gallardo y cols., 2003).

Evolutivamente, la poliploidía es un medio saltatorio simple de lograr especiación casi instantánea. El proceso puede repetirse muchas veces, produciendo linajes de angiospermas que pueden aumentar hasta 80 veces el nivel de ploidía. Los linajes poliploides abarcan del 40 al 70% de la representatividad de las angiospermas, a nivel de familias. Esta información genética redundante puede ser seudogenizada, silenciada rápidamente, eliminada

o subfuncionalizada, por divergir hacia un nuevo rol funcional (Holland y Chen, 2001). La redundancia da pie a la formación de nuevas alternativas de control epigenético (Pikaard, 2001). Pero los cambios en la expresión génica están también relacionados con niveles de organización superior, como la estructura de la cromatina. La expresión génica puede modificarse drásticamente debido a un efecto de posición. Es decir, se altera la dinámica transcripcional por su cercanía a regiones heterocromáticas (Albert y cols., 2001).

Los poliploides vegetales son conocidos por sus roles adaptativos y especiación saltatoria; pero en animales, el fenómeno es menos común (Otto y Whitton, 2000). En general, se asume que la poliploidización solo se origina cuando las barreras reproductivas son débiles. Consecuentemente, se dice que los poliploides resultarían por fallas en el sistema de control reproductivo. Pero esta conclusión *post hoc* se apoya en la consecuencia (menor frecuencia de poliploides en relación a los diploides) para inferir las barreras reproductivas (la causa). Así, para que los genotipos mantengan su distinción se requiere aislamiento reproductivo. Pero este fenómeno es necesario para lograr la especiación en vez de incidir en la definición de la especie en sí misma (Mallet, 2007).

Hipótesis 2R, 3R y 5R

La poliploidía consiste en la presencia de dos o más genomas completos dentro de un mismo núcleo, en todo el organismo (Comai, 2005; Madlung, 2013). La célula es la unidad biológica del mundo orgánico y a ese nivel se duplica el material genético. Clásicamente, el fenómeno se ha considerado como un callejón evolutivo ciego, porque el cruzamiento diploide x tetraploide origina híbridos triploides estériles debido a segregación cromosómica desbalanceada. Bajo la concepción centrada en los organismos, el enorme impacto evolutivo de la alopoliploidización (duplicación genómica y sus consecuencias) se ha marginado de la arena evolutiva. Todo proceso interesante se asume que ocurre a nivel de organismos diploides adultos. Por lo tanto, lo que ocurra a nivel de gametos es poco menos que invisible.

Por mucho tiempo se creyó que la poliploidización derivaba de un evento (origen) único en las poblaciones naturales. Entonces, basándose en la visión poblacional, se daba más importancia al cuello de botella genético derivado de su génesis. El organismo así formado (y sus descendientes) tendrían muy poca variación genética y consecuentemente, el fenómeno tendría escaso alcance evolutivo (Stebbins, 1971). Esta visión también sostenía bajas tasas de fijación para las nuevas mutaciones debido al tamponamiento genético resultante de la combinación de los genomas parentales *(e.g.,* epistasis). Finalmente, debido a las estimaciones de esterilidad derivadas de las irregularidades

meióticas y segregacionales de los triploides, los alopoliploides no eran más que una rareza o un ruido evolutivo, abortivo e inconsecuente.

El paradigma actual considera que la poliploidía es el factor más importante en la diversificación y la evolución vegetal. Su rol macroevolutivo preponderante se aprecia en la especiación híbrida y la explosiva radiación adaptativa de las angiospermas (Jiao y cols., 2011, 2014; Soltis y cols., 2014). Teniendo en cuenta que la duplicación genómica total puede resultar en especiación instantánea, el fenómeno además aumenta la biodiversidad.

Los tetraploides del género *Tragopogon,* al igual que muchos otros poliploides vegetales, exhiben los perfiles aloenzimáticos combinados de sus parientes diploides, mostrando una causalidad directa entre el genotipo y el fenotipo bioquímico documentado por la aditividad enzimática. También generan nuevas formas enzimáticas que originan un extenso repertorio de polimorfismos asociados directamente con mayores rangos distribucionales que los de sus progenitores diploides. Respecto de la morfología floral, los alopoliploides y los híbridos sintéticos de *Tragopogon* (generados en laboratorio) muestran una variación espectacular en la estructura de la inflorescencia, color de los pétalos y sépalos. Prácticamente todos los poliploides muestran evidencia de formación recurrente, donde el número de eventos de poliploidización independiente varía entre 5 y 20 veces. Esto implica que, con el tiempo, dichos linajes pueden generar redes tokogenéticas (= reticulación genealógica) que incorporen variación genética desde distintas fuentes, mediante recombinación y flujo génico. El estudio de las poblaciones originadas independientemente señala que algunas son totalmente interfértiles mientras que otras combinaciones muestran distintos grados de semiesterilidad (Soltis y cols., 2014a). Pero como las plantas producen muchas semillas, la semiesterilidad no constituye una barrera del mismo tenor que en un mamífero.

Los genomas poliploides son altamente dinámicos y generan niveles insospechados de variabilidad genética, reorganización genómica y novedad evolutiva (Liu y cols., 1998; Soltis y cols., 2014b). Este dinamismo se refleja por los rápidos cambios que suceden luego de su formación, afectando la estructura del genoma, el contenido génico y su expresión, los patrones de metilación y otros reguladores epigenéticos. La transposición de elementos genéticos móviles, tan estudiada en bacterias, también está asociada con la reorganización genómica y los cambios epigenéticos que acontecen luego de la poliploidización de los vegetales. Los cambios en la actividad transposónica de los poliploides tienen efecto doble, pues actúan a nivel transcripcional y transposicional y también se asocian con especiación (Schoenfelder y Fox, 2015).

Las herramientas citogenético-moleculares y los análisis genómicos recientes han catapultado la comprensión de esta dinámica adaptativa (Angers

y cols., 2002). La hibridización fluorescente *in situ* (FISH) y la hibridización genómica *in situ* (GISH) han revelado que los alotetraploides de *Tragopodon miscellus* ostentan una enorme variabilidad cromosómica. Ninguna de las poblaciones examinadas muestra fijación para algún cariotipo particular. Notablemente, 76% de los individuos analizados portaban translocaciones intergenómicas, y 69% exhibía aneuploidías para uno o más cromosomas (Lim y cols., 2008). La variabilidad cromosómica puede ser intra e interpoblacional, sin fijación de reordenamientos *(e.g.,* aneuploidías y translocaciones intergenómicas), pérdida de cromosomas homólogos y variación en el número de copias. En otros casos, los cambios cromosómicos postpoliploidización, por drásticos que sean, logran estabilizarse en pocas generaciones, de modo que se asegura la diseminación de gametos balanceados (Chester y cols., 2012)**.** Los patrones de expresión génica global también pueden mostrar aditividad o generar novedades regulatorias. La dominancia nucleolar (en relación al ARNr) y la dominancia genómica son el reflejo de estos ajustes genómicos *(Ver recuadro Silenciamiento Génico, p 395)***.**

El empalme alternativo es otra forma en que los poliploides originan novedades bioquímicas que les amplían su valencia ecológica. Esta serie de procesos, que remueven intrones a partir de un transcrito pre ARNm, permite reconectar los exones de múltiples maneras. Se generan entonces importantes modificaciones en la expresión génica pues se crean múltiples formas de ARNm a partir de un solo gen. Como resultado se obtienen múltiples isoformas proteicas, y mayor amplitud en la respuesta fisiológica del organismo frente al ambiente. En efecto, dada su mayor amplitud ecológica (respecto a sus progenitores) pueden colonizar ambientes inhóspitos, como hábitats previamente glaciados, en los Alpes y el Ártico. Es decir, la poliploidía no solamente ha moldeado la especiación sino que también la diversidad ecológica y fenotípica de las plantas, alterando el uso del hábitat, las historias de vida, las habilidades competitivas, las interacciones con herbívoros (y patógenos) y, además, la reproducción mediada por polinizadores.

La poliploidía ha acelerado las modificaciones genómicas de las plantas terrestres, comparada con las de otras especies eucariotas. Estos eventos se correlacionan directamente con ciertas innovaciones morfológicas y fisiológicas claves de la evolución vegetal. Así, puede inferirse el contenido génico ancestral para ciertos nodos filogenéticos y, desde ahí, relacionarlos con los eventos de poliploidía que han generado nuevos genes y expandido ciertas familias génicas. Sin embargo, muchas de estas familias pierden las copias duplicadas en un proceso prácticamente neutro, en donde pocas familias son seleccionadas activamente para convertirse en variantes de copia única. El reto actual para la genómica evolutiva apunta a ligar estos cambios con los

procesos de especiación y de diversificación que finalmente dan cuenta de la biodiversidad vegetal (Jiao y Paterson, 2014).

Pero la poliploidía también ha sido importante en otros phyla, ya que se ha descrito en invertebrados y bacterias. También se han encontrado trazas de paleopoliploidización en los hongos, como lo demuestra el análisis genómico de *Saccharomyces cereviceae* (Wolfe, 2001; Kellis y cols., 2004).

Poliploidía en bacterias

La presunción general que se repite en los textos de estudio es que la mayoría de los procariontes contiene una sola copia de un cromosoma circular y por lo tanto son monoploides. El caso más conocido es *Deinococcus radiodurans*, que mantiene cuatro copias cromosómicas, mientras que *Azobacter vinelandii* puede albergar hasta 80 copias.

En las arquea halofíticas como *Halobacterium salinarum*, sus células contienen un promedio de 25 copias cromosómicas en la fase exponencial de crecimiento, la cual es reducida a 15 al inicio de la fase estacionaria. En *H. volcanii* se detectaron 18 y 10 copias en dichas fases, respectivamente. Otras arqueas como *Sulfolobus* y *Archaeoglobus fulgidus* tienen dos copias durante la mayor parte del ciclo celular y solo una antes de la replicación (Breuert y cols., 2006). Por su lado, *Desulfovibrio gigas* contiene nueve genomas, pero llega a 17 en cultivos de crecimiento rápido. Por su lado, la espiroqueta *Borrelia hermsii* tiene 16 copias genómicas cuando crece en células de ratón, pero este número disminuye a la mitad cuando se cultiva artificialmente.

En el hipertermófilo anaeróbico, *Thermoccus kodakarensis,* que se usa en ingeniería genética, el número de copias cromosómicas varía entre siete y 19, dependiendo de la fase de crecimiento en que se realicen las estimaciones. En la euriarquea *Methanococcus maripaludis* y *Haloferax mediterranei* se descubrieron hasta 55 copias cromosómicas por célula, siendo el mayor número de copias descrito hasta el momento para una arquea (Spaans y cols., 2015). En las proteobacterias, así como en las Crenarchaeota también se ha descubierto poliploidía (Pecoraro y cols., 2011; Soppa, 2011). El número de especies bacterianas que son poliploides ha ido aumentando considerablemente en los últimos años y ya no constituye una peculiaridad sino más bien una regla.

Estos resultados tienen un impacto directo sobre la evolución genómica, especialmente con respecto al ancestro común universal (LUCA), al sugerir múltiples orígenes o mostrar rasgos de una dinámica muy compleja (Oliverio y cols., 2014). En efecto, la poliploidía representa un mecanismo regulatorio global de la expresión génica mediante modulación del número de copias genómicas. Así, los organismos pueden responder rápidamente a los cambios

ambientales que influencian la tasa de crecimiento bacteriano. La transferencia lateral de genes en bacterias y arqueas ayuda a cerrar las brechas de la dinámica genómica a través del árbol de la vida, y demuestra que la hibridización de genomas, que permite compartir información genética, es un atributo consustancial a la herencia orgánica.

Poliploidía en animales

Este fenómeno, aunque no tan común como en los vegetales, se ha documentado en protozoos ciliados, turbelarios, anélidos, moluscos, crustáceos, e insectos. Entre los vertebrados, se ha reportado en ciertos peces, anfibios y reptiles (Schmidt y cols., 2015). Entre los zoólogos, la poliploidía ha ganado importancia debido a que la genómica comparada de los complejos *Hox* sugiere que habrían ocurrido múltiples rondas de poliploidización desde el origen de los vertebrados (McLysaght y cols., 2002; Gu y cols., 2002; Panopoulou y Poustka, 2005).

La poliploidía se ha considerado irrelevante en la diversificación de los mamíferos debido a las serias disrupciones que se producen en el sistema de determinación del sexo y en el mecanismo de compensación de dosis (Orr, 1990; Otto y Whitton, 2000). En los humanos tetraploides, los corpúsculos de Barr (que representan la evidencia citológica de la inactivación del cromosoma X) varían erráticamente en número. Algunos individuos pueden ser cromatina positivos o negativos y presentar variadas anomalías en el desarrollo de los órganos sexuales (Carr, 1971). Los estudios clínicos indican que los triploides o tetraploides humanos mueren rápidamente luego de nacer debido a múltiples malformaciones congénitas internas y externas.

El caso del roedor imposible

El descubrimiento de tetraploidía en el roedor octodóntido *Tympanoctomys barrerae,* de los desiertos de Argentina, ha generado expectación, dudas y prejuicios de variada índole. Su existencia implica que se han sobrepasado las barreras reproductivas y de regulación epigenética ya descritas. El cariotipo de este roedor es bibraquiado (2n = 102; FN = 200) y posee poca heterocromatina (Gallardo y cols., 1999; Teta y cols., 2014). El tamaño de su genoma (2C= 16,8 pg ADN por núcleo) duplica al de sus familiares más cercanos y al de otros roedores (Gallardo y cols., 2003). Asociado al incremento genómico se detectaron numerosos efectos *gigas,* ampliamente reportados en plantas (Stebbins, 1950; 1971). Derivados del efecto *gigas,* las células hepáticas y renales de *T. barrerae* son ostensiblemente más grandes que las de sus parientes

diploides. El efecto más notable se aprecia en sus espermios, extremadamente grandes, con una cabeza de forma espatulada que difiere notablemente de la de sus congéneres (Gallardo y cols., 2002; 2004a). El análisis citogenético con sondas fluorescentes de genes de copia única (FISH) señaló la presencia de cuatro señales en cuatro cromosomas distintos en *T. barrerae (Figura 12-3).* En contraste con lo anterior, se observaron solo dos señales fluorescentes en

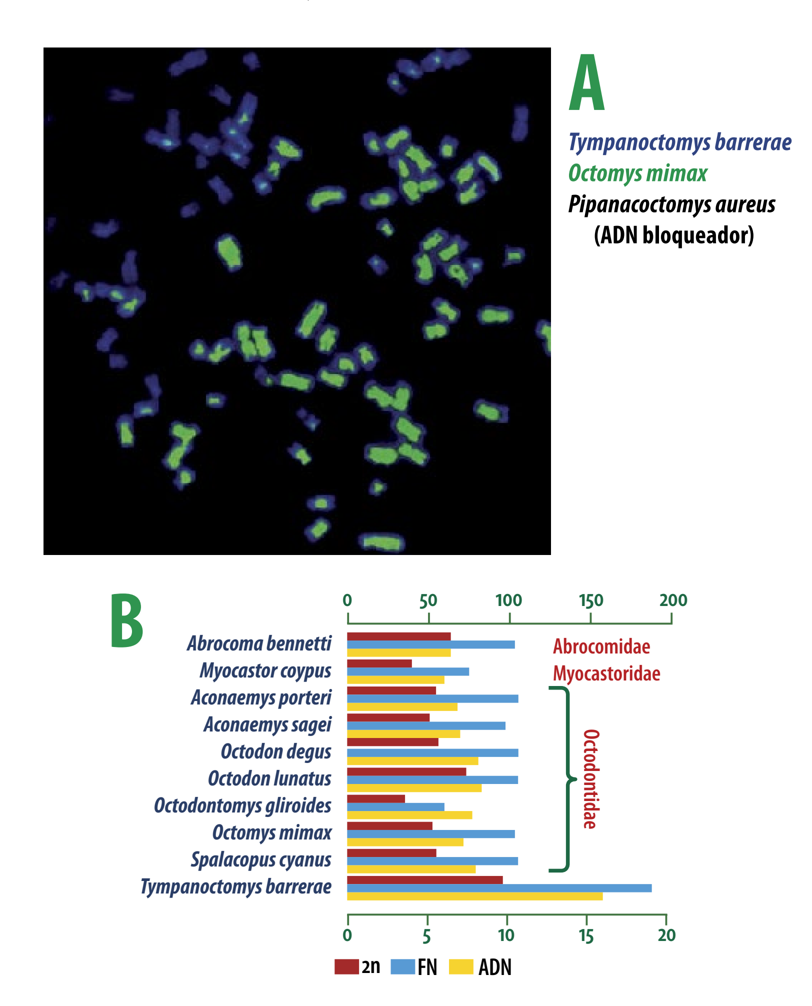


Figura 12-3 Cariotipo, número fundamental de brazos (FN) y contenido de ADN en roedores octodóntidos

A) Hibridización genómica fluorescente *in situ* (GISH) de una metafase mitótica de *T. barrerae* (2n = 102). Ver explicación en el texto. **B)** Representación del número diploide (2n), número fundamental de brazos (FN) y contenido de ADN en octodóntidos y taxa afines. Nótese que estos tres indicadores señalan doble cuantía en *T. barrerae.*

los controles diploides (Gallardo y cols., 2006).

Esta especie posee una gama de adaptaciones morfofisiológicas para las condiciones extremas del desierto (Ojeda y cols., 1999). El calor diurno es neutralizado por la construcción de sistemas subterráneos complejos donde tiene su nido (Torres y cols., 2003). Sus enormes bullas timpánicas actúan como caja de resonancia y agudizan la capacidad auditiva del animal. Su dieta con alto contenido salino aparentemente no genera problemas fisiológicos, gracias a la estructura renal. Este sistema excreta una orina altamente concentrada, en comparación con la de otros roedores desertícolas diploides (Díaz y Ojeda, 1999).

El descubrimiento de un segundo octodóntido tetraploide, *Pipanacoctomys aureus* (2n = 92), que resultó ser el taxón hermano de *T. barrerae* arrojó nuevas luces sobre el posible origen de su cariotipo de 102 cromosomas (Gallardo y cols., 2004b). Este nuevo taxón comparte con *T. barrerae* el gigantismo espermático, la condición bibraquiada de su cariotipo y un doble tamaño genómico (2C = 15,34 ± 0,67 pg ADN). Al igual que en sus ancestros diploides, ambos taxa con el genoma duplicado comparten la presencia de un solo par con constricción secundaria o cromosoma NOR, y un solo cromosoma Y (Gallardo y col., 2004b). La separación del linaje tetraploide (*T. barrerae* + *P. aureus*) del diploide habría ocurrido hace aproximadamente 6,5 Ma (Gallardo y Kirsch, 2001; Honeycutt y cols., 2003). Estas estimaciones contrastan con las de salmones y anfibios que han divergido hace 25-100 millones de años (Wendel, 2000; Wolfe, 2001). También destacan en relación a los poliploides vegetales, cuyos tiempos de divergencia superan en uno o dos órdenes de magnitud al de *T. barrerae*.

El origen de *T. barrerae* había permanecido sin respuesta, debido a que ninguna combinación cariotípica podía originar 102 cromosomas. Pero la descripción de *P. aureus,* su meiosis diploidizada y la proximidad filogenética con *Octomys mimax* (2n = 56), permitió adelantar una hipótesis de reticulación en su origen. El escenario hipotético para el origen de *P. aureus* presume la producción de gametos no reducidos en dos linajes hibridizantes de *Octomys,* que probablemente diferían en número cromosómico. Otra alternativa es que *P. aureus* se hubiese originado por recibir un conjunto cromosómico materno adicional, debido a la incorporación del cuerpo polar en la meiosis y a doble fertilización (Gallardo y cols., 2007). Bajo este escenario, los machos de *Pipanacoctomys* habrían heredado un solo cromosoma Y, evitando así la inviabilidad que produce su doble dosis. Así, se presume la hibridización entre el linaje de *P. aureus* con el de *O. mimax*. Nuevamente, la producción de gametos no reducidos (o la doble fertilización de un ovocito diploide) es necesaria para dar cuenta de su complemento de 102 cromosomas. Este mo-

delo de hibridización interespecífica fue puesto a prueba para determinar la contribución de los genomas de *O. mimax* y *P. aureus.* Para ello se realizó hibridización genómica *in situ* fluorescente (GISH). Como sonda se utilizó ADN genómico total de los linajes parentales. Este ADN se hibridizó sobre las placas cromosómicas de *T. barrerae* y se bloquearon las secuencias compartidas con ADN genómico del parental A. Este cóctel se hibridizó con el ADN marcado, proveniente de la otra especie parental (B). Luego se realizó el protocolo complementario sobre la placa del probando. Como ilustra la *Figura 12-3,* en la placa cromosómica de *T. barrerae,* el genoma de *O. mimax* fluoresce en verde, mientras el de *T. barrerae* fluorece con DAPI (azul). Adicionalmente, el análisis de las secuencias repetitivas de estas tres especies corroboró los resultados obtenidos al usar ADN total (Suárez-Villota y cols., 2012). Además, los datos señalan que durante la consolidación del cariotipo de *T. barrerae*, un par de cromosomas X fue pulverizado y traslocado a otros elementos. Como resultado, las hembras funcionan con un solo par de cromosomas X, como en los diploides (Bacquet y cols., 2008).

Hipótesis 2R de poliploidización en los vertebrados

Variadas evidencias moleculares han mostrado una relación directa entre la duplicación genómica y las grandes transiciones evolutivas en el linaje de los vertebrados. Se ha propuesto que este proceso hizo posible la transformación de un ancestro vertebrado filtrador (generalista, sin extremidades ni mandíbulas) en un predador carnívoro, tetrápodo y altamente especializado en la obtención de presas. Al respecto, la presencia reiterada de cuatro copias de múltiples *loci* independientes en mamíferos contrasta con la presencia de un solo *locus* de dichos genes en invertebrados y cefalocordados (Amores y cols., 1998; Sharman y Holland, 1998; Gu y cols., 2002). Entre las duplicaciones de los mamíferos, se han identificado familias multigénicas, factores de transcripción dedos de zinc, el complejo mayor de histocompatibilidad, los conglomerados *Hox,* ciertas aldolasas, hormonas, receptores tirosina-kinasas y los colágenos. Estos antecedentes, sumados al aumento concomitante del tamaño del genoma entre cefalocordados y vertebrados, se han concretado en la hipótesis 2R *(Figura 12-4).* Esta formulación sostiene que las duplicaciones genómicas han incidido en la complejidad organísmica y tienen relación directa con las transiciones evolutivas de los vertebrados *(e.g.,* aparición de la mandíbula y de las extremidades). La hipótesis 2R deriva su nombre de las dos rondas (R) de poliploidización que habrían acaecido en la evolución de los vertebrados (Holland y García-Fernández, 1996; Spring, 1997; Postlethwait

y cols., 1998; Furlong y Holland, 2002). *(Figura 12-4).*

A partir de un primer evento de duplicación genómica se habrían formado dos conglomerados *Hox* en los cordados. Un segundo evento de duplicación habría producido los cuatro conglomerados observados en mamíferos. Al respecto, conviene recordar que la filogenia de los vertebrados distingue cuatro clados monofiléticos basales: **a)** peces sin mandíbula (lampreas); **b)** peces cartilaginosos (tiburones); **c)** peces con aletas lobuladas o sarcopterigios (que incluye además a los vertebrados tetrápodos); **d)** peces teleósteos (de aletas radiadas o actinopterigios). Estos últimos son los más numerosos de todos los vertebrados y comprenden unas 24.000 especies.

Se estima que la primera ronda habría ocurrido antes de la explosión del Cámbrico, mientras que la segunda habría tenido lugar después que los sarcopterigios divergieran de los actinopterigios, hace unos 320-400 Ma (Spring, 2003). Así, los cuatro conglomerados *Hox* (*Hox*A, *Hox*B, *Hox*C y *Hox*D) que caracterizan a los vertebrados mandibulados se habrían originado según el diagrama de la *Figura 12-4.* Al ocurrir el primer evento de duplicación genómica se nota un rápido aumento de genes parálogos en los cordados. El segundo, en cambio, muestra que el exceso de parálogos habría resultado por duplicaciones segmentadas (parciales) y no por un incremento genómico total (McLysaght y cols., 2002; Hokamp y cols., 2003).

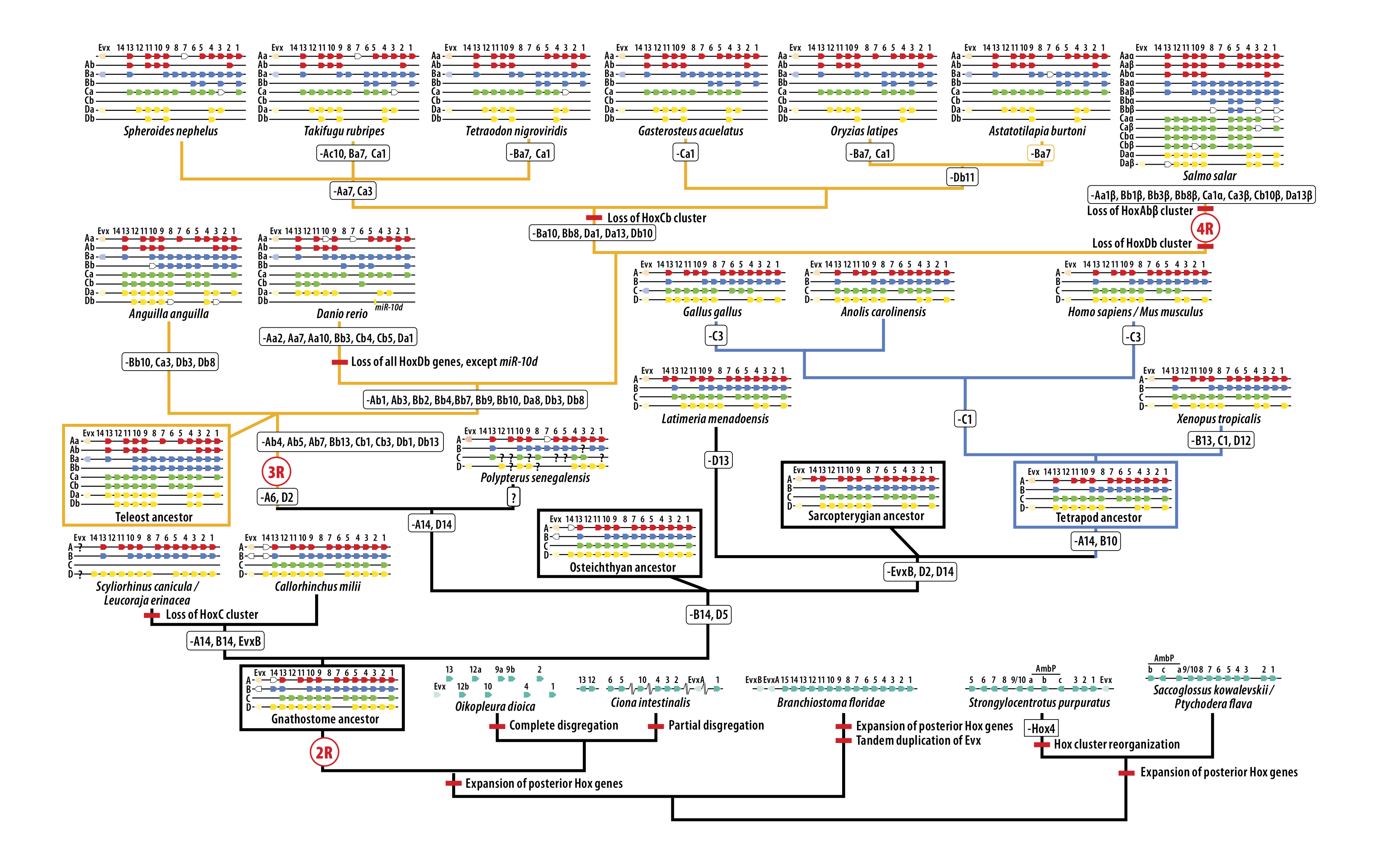
Antes de haber divergido del resto de los otros peces actinopterigios (teleósteos), un grupo de ellos experimentó un evento adicional de poliploidización (3R). La evidencia surgió al comparar el genoma humano con el del pez globo verde, *Tetraodon nigroviridis,* cuyos segmentos sinténicos están repetidos en distintos cromosomas. Esta disposición es muy importante para afirmar poliploidía, porque si los genes no estuviesen en cromosomas diferentes, correspondería hablar de duplicaciones en tándem, con efectos locales en vez

---

En página siguiente:

Figura 12-4 Reconstrucción evolutiva de las familias de genes *Hox* en los deuterostomios

Se muestran los conglomerados *Hox* de las especies de deuterostomios cuyos genes se han secuenciado completamente. Se indican las pérdidas de genes (rectángulos negros de líneas finas). En los casos en que la duplicación del conglomerado o su pérdida se infiere, se muestran mediante marcadores rojos. La condición ancestral se ha reconstruido considerando la información proveniente de especies cuyas secuencias no están completas. Los conglomerados que anteceden a las duplicaciones se señalan en color turquesa. Los conglomerados *Hox*A se indican en marcadores rojos; *Hox*B en azul; en verde el conglomerado *Hox*C; y en amarillo el *Hox*D. Las relaciones filogenéticas de los tetrápodos se señalan en celeste y las de los teleósteos, en naranja. Los marcadores blancos indican seudogenes que pudieron ser identificados. Los eventos de duplicación, 2R, 3R y 4R indican 3 eventos en los teleósteos y un cuarto en los salmonídeos, respectivamente. *(Adaptado de Pascual-Anaya y cols., 2013).*



Spheroides nephelus
Takifugu rubripes
Tetraodon nigroviridis
Gasterosteus aculeatus
Oryzias latipes
Astatotilapia burtoni
Salmo salar
-Ac10, Ba7, Ca1
-Ba7, Ca1
-Ca1
-Ba7, Ca1
-Ba7
-Db11
-Aa7, Ca3
-Aa1β, Bb1β, Bb3β, Bb8β, Ca1α, Ca3β, Cb10β, Da13β
Loss of HoxAbβ cluster
4R
Loss of HoxDb cluster
Loss of HoxCb cluster
-Ba10, Bb8, Da1, Da13, Db10
Anguilla anguilla
Danio rerio
miR-10d
-Aa2, Aa7, Aa10, Bb3, Cb4, Cb5, Da1
Loss of all HoxDb genes, except miR-10d
-Bb10, Ca3, Db3, Db8
-Ab1, Ab3, Bb2, Bb4,Bb7, Bb9, Bb10, Da8, Db3, Db8
Gallus gallus
Anolis carolinensis
Homo sapiens / Mus musculus
-C3
-C3
Latimeria menadoensis
Xenopus tropicalis
-C1
-B13, C1, D12
Teleost ancestor
-Ab4, Ab5, Ab7, Bb13, Cb1, Cb3, Db1, Db13
3R
-A6, D2
Polypterus senegalensis
?
-A14, D14
-D13
Sarcopterygian ancestor
Tetrapod ancestor
-A14, B10
Osteichthyan ancestor
-EvxB, D2, D14
Scyliorhinus canicula / Leucoraja erinacea
Callorhinchus milii
Loss of HoxC cluster
-B14, D5
-A14, B14, EvxB
Gnathostome ancestor
2R
Oikopleura dioica
Complete disgregation
Ciona intestinalis
Partial disgregation
Branchiostoma floridae
Expansion of posterior Hox genes
Tandem duplication of Evx
Strongylocentrotus purpuratus
-Hox4
Hox cluster reorganization
Saccoglossus kowalevskii / Ptychodera flava
Expansion of posterior Hox genes
Expansion of posterior Hox genes

de globales (Hilton-Jallion y cols., 2004). El análisis de los conglomerados *Hox* de otros peces también apoya la tercera ronda de duplicación. Por ejemplo, medaka *(Oryzias laticeps)* y el pez cebra *(Danio rerio)* tienen siete conglomerados *Hox,* mientras el fugu *(Takifugu rubripes)* tiene seis conglomerados *Hox.* La tercera ronda de duplicación genómica en el linaje basal de los teleósteos habría ocurrido hace 320 a 400 Ma. Se presume que durante la evolución del grupo 3R hubo pérdida masiva de ciertos conglomerados *Hox,* ya que no se han encontrado los ocho grupos parálogos esperados (Crow y cols., 2006). La pérdida de parálogos es un fenómeno muy frecuente en las familias génicas, de modo que la eliminación no se considera un serio desafío a la proposición original. Más bien, el desafío consiste en determinar por qué razón se pierden algunos conglomerados y no otros. El análisis de genomas completos indica que la tasa de reordenamientos cromosómicos se ha incrementado en los peces, luego de esta tercera ronda de duplicación. Aparentemente, al duplicarse el tamaño de las familias multigénicas aumenta la probabilidad de intercambios nucleotídicos ectópicos que inducen reordenamientos cromosómicos.

Aunque no hay un equivalente a la hipótesis 2R en las plantas, la poliploidización también ha tenido un rol muy importante en su diversificación evolutiva. En las angiospermas, muchas especies son poliploides (o paleopoliploides) al punto que se estima que entre 50% y 70% de ellas se han originado de esa manera (Soltis y Soltis, 1995; 1999). La evidencia actual indica que *Arabidopsis thaliana* habría experimentado tres rondas de poliploidización durante los últimos 250 Ma (De Bodt y cols., 2005). Como aun quedan muchos cabos sueltos con la hipótesis 2R, la comparación de un mayor número de genomas completos permitirá dilucidar esos puntos conflictivos. No obstante, la gran incidencia de duplicaciones en elementos involucrados en vías de diferenciación ontogenética y de mantención de la homeostasis celular, sugiere que el fenómeno no es al azar, sino dirigido.

Un fenómeno muy común luego de la duplicacion genómica, es el incremento en la tasa de rearreglos *(e.g.,* la activación masiva de transposones). La transposición de estos elementos genéticos móviles origina mutaciones génicas, roturas cromosómicas y cambios en la expresión de patrones epigenéticos. También se afecta la organización de la cromatina, de modo que algunos promotores génicos comienzan a responder de acuerdo al nuevo ambiente nuclear (Jones y Pasakinskiene, 2005).

Otro claro ejemplo es la eliminación de secuencias, como se ha reportado en la formación de poliploides sintéticos del algodón. En estas plantas, se eliminan secuencias codificantes y no codificantes, de modo que la estabilización del genoma se logra en pocas generaciones (Liu y cols., 1998). Mirado desde el prisma de la selección natural, el incremento en la tasa de reorde-

namientos en los alopoliploides habría sido ventajoso al disminuir la probabilidad de no disyunción cromosómica, tan común cuando los cromosomas presentan similitud estructural. Al contrario, la divergencia estructural de los cromosomas favorecería una segregación correcta.

Hipotesis 5R en vegetales

Es sabido que el éxito de las angiospermas se atribuye a las innovaciones asociadas con la poliploidización (Gallardo, 2003), aunque la evidencia para estos eventos, que anteceden a la divergencia entre monocotiledóneas y dicotiledóneas, es poco clara. La evidencia previa señalaba dos rondas de duplicación genómica total, en una serie de angiospermas. El genoma de la vid indicó tres rondas de poliploidización (hexaploidía) que han sido corroboradas por alineamientos múltiples. Dicho análisis comparado muestra patrones de retención (o pérdida) génica preferencial después de la poliploidización, y pone de manifiesto la gran variabilidad observada en las tasas de sustitución nucleotídica del genoma nuclear de las plantas (Tang y cols., 2008).

Recientemente (Jiao y cols., 2014) han encontrado evidencias genómicas de dos nuevas poliploidizaciones que habían pasado desapercibidas en las plantas con semilla. Los autores proponen una poliploidización total en el ancestro común de todas las angiospermas y otra, aun más antigua, que habría afectado al ancestro común de las actuales plantas con semillas. Esto implica que se deben agregar dos rondas de poliploidización a la ya conocida hexaploidía compartida por una gran cantidad de eucotiledóneas, después de su divergencia de la papaya. Entonces, el pequeño genoma de *Arabidopsis thaliana* lleva trazas de al menos cinco eventos de poliploidización: dos recientes (dentro de las crucíferas) y una triplicación, compartida con las eudicotiledóneas medulares, como lo demuestra el genoma de *Populus trichocarpa*. Obsérvese que la repentina radiación de estos linajes coincidió (o se originó con algún retraso) en relación a las triplicaciones genómicas mencionadas (Jiao y cols., 2011).

Frente a la pregunta, ¿por qué estos eventos no fueron detectados con antelación?, recordemos que los genomas vegetales son altamente dinámicos. Usualmente pasan por una intensa fase de reordenamientos estructurales en donde la pérdida de genes (de manera prácticamente neutra) y las duplicaciones son muy comunes, confundiendo su identificación. Además, las herramientas bioinformáticas usadas normalmente sirven para detectar la colinealidad intragenómica y encontrar los remanentes de duplicaciones relativamente recientes. Pero como la colinealidad tiende a difuminarse en el tiempo, debió construirse una distribución de edad de los parálogos, donde

su número se cartografió contra su edad, aproximándolo al número de sustituciones sinónimas por sitio (*Ks*). Dado entonces que las pérdidas génicas y los efectos de saturación se acumulan en el tiempo, se usaron aproximaciones filogenómicas. Se construyeron miles de árboles evolutivos para las familias génicas de una colección de genes provenientes de genomas secuenciados con anterioridad. Al final, se usaron más de 12,5 millones de secuencias identificadas por su nueva expresión. Con ello se identificaron dos picos claros, uno previo al ancestro de todas las angiospermas vivientes, datado en 192 Ma, y otro, antes del ancestro de todas las plantas vivientes con semilla, estimado en 319 Ma. Estas duplicaciones ancestrales que aumentaron la diversificación de importantes genes del desarrollo de semillas y flores parecen ser las causales de las grandes innovaciones morfológicas y fisiológicas que contribuyeron al origen explosivo y la dominancia de las plantas con semillas y las angiospermas (Jiao y Paterson, 2014). El *abominable misterio* del que hablaba Darwin, con respecto a la radiación de las angiospermas, puede tener aquí su respuesta (Van de Peer, 2011).

Como colofón, deseo enfatizar que hablar de *duplicaciones genómicas* para describir lo que se conoce desde hace más de 70 años como poliploidía, no hace gala de la naturaleza hibridizacional del fenómeno ni es operacionalmente un mejor concepto. Es a todas luces preferible el nombre original y no la metonimia que se ha instalado en el lenguaje científico. En efecto, el intercambio semántico esfuma el componente de fusión de linajes e incita a pensar según la doctrina de ancestría con modificación. Así, se induce a pensar que la mejor representación gráfica del proceso es por divergencia desde el ancestro, eliminando de paso la naturaleza reticulada del mismo. Las herramientas filogenéticas estándares no pueden acomodar la reticulación. Consecuentemente, el paradigma es insuficiente y desde hace décadas la disciplina filogenética se está dando vueltas en esa confusión.

El paradójico origen de los Phyla

Se han realizado muchos intentos para elaborar un modelo de evolución de los metazoos que refleje la filogenia, interpretada como una progresión donde más y más sinapomorfías se adicionan al esquema gradual (Valentine, 2004). El modelo dominante se basa en un árbol evolutivo dicotómico con dos ramas principales: Protostomia y Deuterostomia. Los anélidos, artrópodos, y moluscos son considerados típicos protostomios, caracterizados por blastulación en espiral, esquizoceloma, larva trocófora y sistema nervioso ventral. Por otro lado, los equinodermos y los cordados son típicos deuterostomios, carentes de clivaje espiral, con enteroceloma, varios tipos de larva trocófora y sistema nervioso dorsal. Ambas ramas también difieren en la formación de la boca (derivada del blastoporo), tal como expresan sus nombres. Los hemicordados y los cordados también pertenecen a los deuterostomios y comparten entre sí las hendiduras branquiales, no observadas en ningún otro phylum animal *(Figura 12-5).*

En otros phyla menores hay una extremada mezcla de caracteres plesiomórficos y apomórficos que imposibilitan la construcción de un árbol filogenéticamente razonable (Strathmann y Eernisse, 1994). Por ejemplo, dentro del Phylum Lophotrochozoa (llamado despectivamente *el basurero*) se agrupaba una serie de organismos seudocelomados marinos dispares, con afinidades inciertas o paradójicas *(i.e.,* priapúlidos, gastrotricos, ectoproctos, rotíferos, quetognatos, etc.). Su posición filogenética y jerarquía taxonómica ha variado prácticamente con cada uno de los investigadores que los ha revisado. Dentro de estos grupos menores también se encuentran los Myxozoa, descritos en

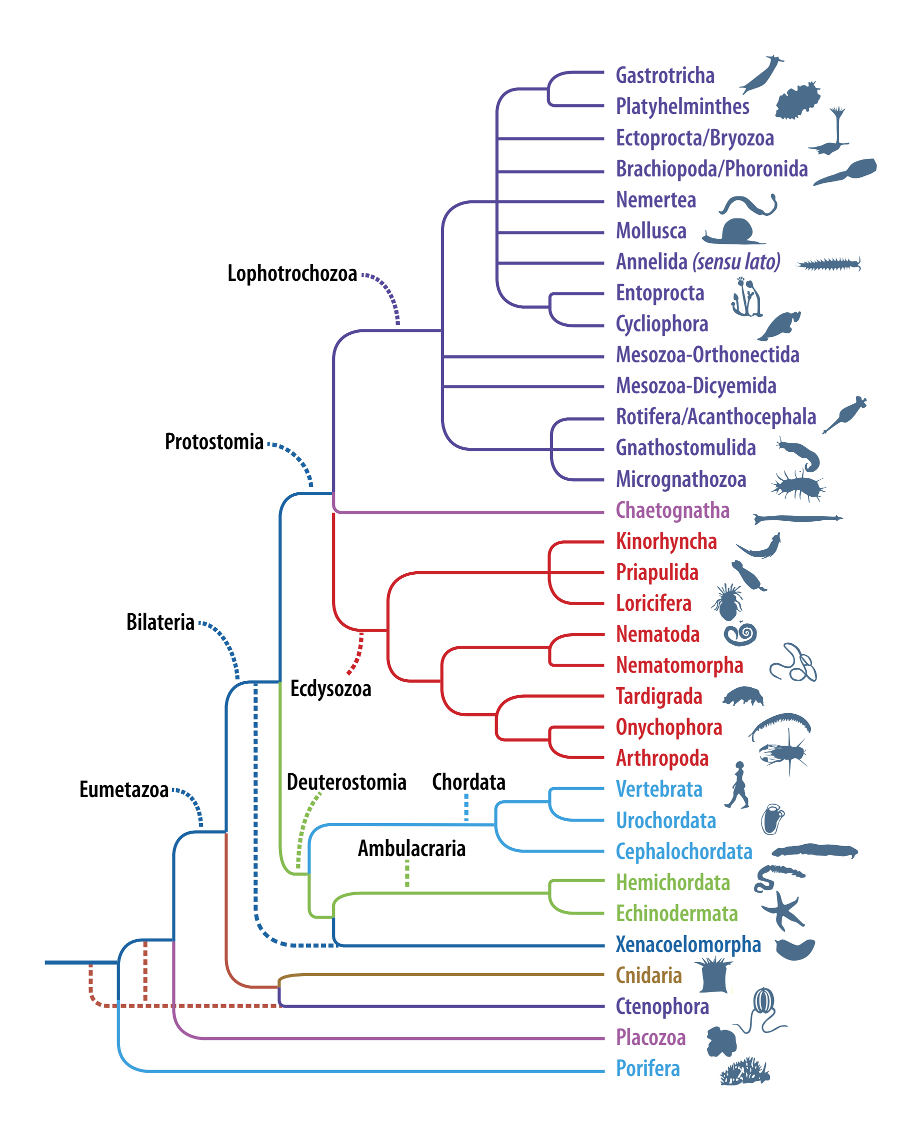


Figura 12-5 Filogenia de consenso mostrando las relaciones de los principales phyla animales

La posición incierta de ciertos grupos se indica con líneas punteadas. El sesgo sistemático de diseños evolutivos y la evolución rápida parecen ser la causa de la incierta posición de los clados Ctenophora y Xenacoelomorpha. La falta de resolución dentro de los Lophotrochozoa parece derivarse de su rápida radiación. Pese a que Deuterostomia es un clado de larga ramificación, el apoyo a su agrupamiento es débil, comparado con el de los Protostomia. La corta ramificación que conduce a Deuterostomia señala vías evolutivas más cortas desde Urbilateria hacia Urdeuterostomia que desde Urbilateria hacia Urprotostomia. Además sugiere que Urbilateria pareciera ser más del tipo deuterostomio que del tipo protostomio. *(Adaptado de Telford y cols., 2015. Siluetas tomadas de www.phylopic.org).*

1970 por Grassé. Estos endoparásitos microscópicos infectan a vertebrados e invertebrados como parte de su ciclo vital. Su posición filogenética ha sido controvertida y han sido clasificados típicamente junto con varios taxa de protistas (Myxosporidia). Estudios posteriores han detectado que su origen es metazoario, pero algunos autores los han categorizado como nemátodos, bilaterados o animales triploblásticos de dudosa derivación. Los análisis filogenéticos recientes los ubican como un clado de cnidarios altamente derivados, hermano de los parásitos polipoidozoos, representados por *Polypodium hydriforme* (Foox y Siddall, 2015). En efecto, su cápsula polar es muy similar a los nematocistos urticantes de los cnidarios. Su tamaño genómico es uno de los más pequeños reportado en los animales. Así, la degeneración del plan corporal a partir de un ancestro cnidario de vida libre habría sido acompañado por una reducción extrema en su contenido génico (Chang y cols., 2015).

Uno de los phyla más complejos de animales protostomados corresponde a Arthropoda, con más de 900.000 especies. El grupo comprende arañas, escorpiones, crustáceos, centípodos, milípodos, garrapatas, insectos y otros, definidos por su segmentación. Clásicamente se consideran cercanos a los anélidos, con los cuales compartirían un ancestro común.

La filogenia de los deuterostomios une a los cordados con los vertebrados, tunicados y cefalocordados *(Figura 12-5).* Esta agrupación se basa en que la larva de las ascidias tiene muchas características comunes con los vertebrados *(e.g.,* hendiduras branquiales, origen secundario de la boca a partir del blastoporo, segmentación radial y enteroceloma). Esta noción se complica por la disparidad morfológica entre los deuterostomios, que impide el reconocimiento de homologías (Lowe y cols., 2015). La diversidad larvaria de los deuterostomios es otra complicación, pues incluye linajes de desarrollo directo que se forman en unos cuantos días, mientras que en los taxa con desarrollo indirecto se originan larvas planctónicas que nadan y se alimentan por meses antes de metamorfosearse en un adulto.

Respecto de los cordados, en 1955 se sugirió que la larva de los tunicados daba origen por neotenia a los cefalocordados y a los vertebrados. Pero la pregunta que subsiste es: ¿de dónde surgieron los tunicados? Además, los tunicados adultos son a menudo sésiles y filtradores, dos rasgos completamente diferentes a los de la condición hemicordada. Los tunicados también han perdido los tentáculos, presentes en los hemicordados/equinodermos con sus larvas simples. Entonces, cabe preguntarse ¿por qué estos caracteres cambiaron completamente mientras el modo de vida permaneció constante?

Una posible solución a este dilema consistió en usar los datos moleculares *(e.g.,* citocromo B) como la plantilla sobre la cual se contrastaron los rasgos morfológicos (Bergström, 1986). El modelo presumió que los caracteres de los

deuterostomios derivaron de los protostomios por relajación de las constricciones morfogenéticas de las larvas de los Espiralia (Bergström, 1989). Con ello, se pretende explicar la mezcla de rasgos mixtos en muchos grupos y sobrepasar las dificultades que genera la anatomía comparada. Visto así, el origen de los cordados se visualiza como el retorno del ancestro a una existencia planctónica, lo que habría producido una musculatura y cola para la propulsión, sin la necesidad de una larva. Se supone que otra rama de los cordados desarrolló musculatura y evolucionó hacia los vertebrados, mientras que aquella que condujo a los cefalocordados mantuvo la capacidad de filtración. También sostiene que los grupos basales habrían sido pseudosegmentados, lo cual explicaría cómo la segmentación, la oligomería y la ausencia de segmentación evolucionaron repetidamente en diversos grupos. En este contexto, se ha propuesto que la cabeza de los vertebrados habría surgido como respuesta a la transformación del ancestro filtrador pasivo en un predador activo que, concomitantemente, habría necesitado órganos sensoriales. Nótese que este argumento se construye desde la falacia lógica *post hoc, ergo procter hoc,* pues a partir del resultado infiere la causa, y la explicación se torna teleológica.

Bergström finaliza aseverando que su modelo genera una historia coherente, con todos sus *ingredientes* lógicos. Por ejemplo, da cuenta del desarrollo de la espina dorsal, cola segmentada sumada al cambio alimentario por filtración y a la pérdida de la larva *tornaria*, remplazada por una de tipo re-

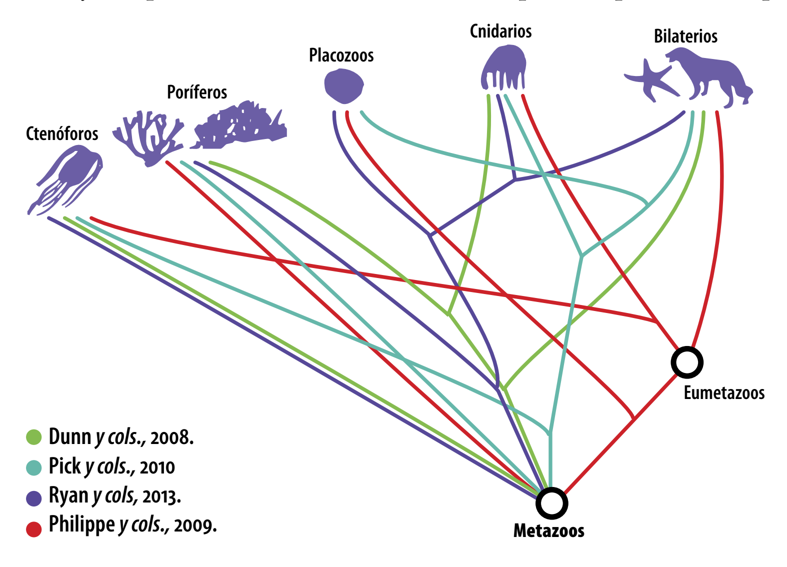


Figura 12-6 Conflictos filogenéticos en la base de los Metazoos
Los colores indican los resultados obtenidos por los investigadores listados a la izquierda *(adaptado de Hinchliff y cols., 2015).*

nacuajo, como en los tunicados. Con todo, el origen de los nuevos phyla habría involucrado un cambio macroevolutivo derivado de los desplazamientos (inexplicados) para la locomoción y la alimentación. Pero bien sabemos que la capacidad explicatoria de una teoría no se evalúa por sus *ingredientes lógicos*, ni por utilizar el concepto de macroevolución, sino por dar cuenta de los atributos biológicos y los procesos y modificaciones evolutivas que permiten su comprensión.

En relación al misterioso origen de los tunicados, una reciente comparación filogenética de las proteínas de cinco especies de protostomios y cuatro especies de deuterostomios, cuyos genomas han sido secuenciados, entregó resultados sorprendentes. Efectivamente, el 40% de las proteínas apoya la relación entre los tunicados (representados por *Ciona intestinalis*) y los vertebrados. El 60% restante es tan diferente que ubica a los tunicados en un clado diferente y distante de los vertebrados. Estos resultados apoyan la hipótesis de que *Ciona* tiene afinidades estrechas con al menos dos grupos de protostomios cuyas historias son altamente conflictivas. La explicación más simple para esta situación es que el ancestro que dio origen a *Ciona* era un híbrido entre protostomios iniciales (relacionados con los ancestros del clado *Drosophila/Caenorhabditis*) y un ancestro de los vertebrados que excluye a amphioxus (Syvanen y Ducore, 2010). Estos resultados son consistentes con la hipótesis del origen quimérico de las larvas (Williamson, 2001, 2003; Williamson y Boerboom, 2012) ***(p 442)***.

En retrospectiva, muchos de los phyla invertebrados han sido propuestos como el ancestro de los vertebrados y actualmente existen varios escenarios evolutivos sobre su origen. La transición desde invertebrados a cordados ancestrales (tunicados y amphioxus) tiene más apoyo que la transición para llegar al estado de invertebrado-cordado, que es compleja y poco comprendida. El asunto de fondo es si el origen de las larvas obedece a una organización primordial o intercalada en el desarrollo.

En relación al ancestro de los animales bilaterados, algunos promueven el origen desde los anélidos; otros, desde los enteropneutos. Recientemente, los taxa cordados se han reorganizado sobre la base de su morfología y filogenética molecular que asume verticalidad hereditaria irrestricta. Esta agrupación muestra que los cefalocordados *(i.e.,* amphioxus) son el grupo hermano de los tunicados y los vertebrados. Esto implica que los tunicados han perdido secundariamente la segmentación, el celoma y los riñones, pero mantienen rasgos de los vertebrados como una cresta neural incipiente, musculatura cardíaca estriada y plasma sanguíneo (Holland y cols., 2015).

El ordenamiento que considera a los anélidos como el grupo ancestral de los vertebrados tiene más de 140 años de antigüedad. Se basa en que la dis-

posición dorso-ventral de sus órganos equivale a la posición invertida de los órganos de los vertebrados. Por su parte, la teoría con ancestralidad desde los enteropneustos se basa en la existencia de tres regiones corporales (proboscis, collar y tronco). Supone además que la estomocorda correspondería a la notocorda, y el collar al sistema nervioso central de los vertebrados. Pero la controversia con respecto al origen de la región cefálica aun persiste. En efecto, se ha propuesto que la cabeza de los vertebrados es una novedad evolutiva que resulta de la emergencia de la cresta neural y de las placodas craneales. Bajo esta concepción, la cresta neural (que corresponde a un nuevo tipo celular) generaría el cráneo y los tejidos conectivos asociados. En cambio las placodas producirían los órganos sensoriales (Diogo y cols., 2015).

En síntesis, la diversificación filogenética animal se ha representado como una sucesión escalonada donde las especies *primitivas* son consideradas previas a las especies *complejas* vivientes. Esta perspectiva ha persistido por más de 100 años, a pesar de que se reconoce que cuando hay hibridizaciones los rasgos complejos a menudo pueden reducirse o perderse. Este pensamiento, basado exclusivamente en la herencia vertical, ha generado confusión al designar a ciertos animales como *basales, fósiles vivientes*, o como los ancestros de *otros*. Las correcciones necesarias aquí enfatizadas, no son solamente semánticas. Reflejan la persistencia de un pensamiento filogenético errado, dado que no hay un eje directriz que apunte hacia la complejidad creciente, al aumento de las apomorfías o a la exclusividad de la descendencia con modificación (Casey y cols., 2015).

Crustáceos

Como la mayoría de los artrópodos, los crustáceos tienen exoesqueleto quitinoso, apéndices articulados y muda. Considerando la segmentación corporal, se supone que los artrópodos evolucionaron desde los anélidos. Los crustáceos adultos difieren de otros artrópodos por tener dos pares de antenas cerebrales y un par de mandíbulas. Son el grupo más diverso y omnipresente de animales. Los copépodos son dominantes y junto a los monogéneos forman el grupo más especioso de metazoos ectoparásitos de peces. Parasitan una diversidad enorme de huéspedes y poseen una impresionante variedad de adaptaciones.

Cirripedia

Los cirripedios son crustáceos conocidos como *percebes.* Sus adultos se adhieren a superficies sólidas, rocas, objetos flotantes y otros animales (incluyendo cangrejos y ballenas). Su concha calcárea no se muda, pero la cutícula dentro de la concha sí lo hace periódicamente (Newman y Abbott, 1994).

Se alimentan del plancton que atraen hacia la zona bucal por medio de seis pares de apéndices torácicos. Son muy peculiares puesto que, como adultos, carecen de abdomen (Géant y cols., 2006). Su abdomen existente inicialmente se pierde durante la transformación de larva *nauplius* a *cypris*, excepto en algunas especies. El status de los supuestos segmentos abdominales ha dado origen a una controversia de larga data. Esta región expresa el gen *Hox, Abdominal-B*, que parece indicar el extremo posterior del animal. Su expresión puede discriminar entre dos tipos de larvas que pudieran corresponder a machos y hembras, ejemplificando los múltiples cambios que afectaron al patrón ancestral del desarrollo de los crustáceos. La reducción del abdomen en este linaje no puede correlacionarse con ningún cambio genético único, sino con una red de vías genéticas interconectadas que se refuerzan y que se han mantenido por 500 Ma (Blin y cols., 2003), desde el Silúrico y Burgess Shale.

Los percebes fueron los animales favoritos de Darwin, quien pasó al menos ocho años estudiándolos. Escribió dos monografías sobre las formas vivientes y otras dos sobre sus fósiles. Tuvo mejores logros al estudiar la morfología y biología de los percebes que al estudiar la sistemática del grupo, donde cometió múltiples errores. Aparte de crear los órdenes *Thoracica* y *Abdominalia* (ahora *Acrothoracica*), creó un tercer orden, *Apoda,* basado en la descripción de una sola especie. Esta especie resultó ser un isópodo parásito de cirripedios. También omitió el orden *Rhizocephala*. Consciente de que sus problemas más serios en el estudio de los percebes tuvieron directa relación con el concepto de homología, tan fundamental en su teoría de la descendencia con modificación, Darwin hablaba de sus *terribles errores* (Deutsch, 2009). Y no es para menos, puesto que los percebes son reconocidos por sus peculiaridades que desafían la ancestría común. Tanto así que las apomorfías morfológicas (que se encuentran en los estadios larvarios *ypsigon* y *vermigon*, altamente similares entre sí) se han originado independientemente en los *Facetotecta* y los *Rhizocephala* (Pérez-Losada y cols., 2009). El análisis filogenético-molecular del grupo está plagado de instancias de evolución convergente, una pseudo explicación para las paradojas que genera la presunción de descendencia con modificación. Estos dos taxa altamente divergentes comparten un único rasgo en común, *i.e.,* una fase *cypris* (que no se alimenta), precedida generalmente por varios estadios *nauplius*. La *nauplius* de los percebes tiene un caparazón simple y cuernos fronto-laterales, mientras que la *cypris* tiene una caparazón de dos valvas, ojos pareados y usualmente dos pares de apéndices torácicos (Williamson, 2014). Pareciese que el plan inicial de desarrollo de los cirripedios se apagase y se reiniciase con otro conjunto de instrucciones, que finalizan con una morfología totalmente diferente. Frente a tal desaguisado que se genera asumiendo herencia vertical, pareciese sensato pensar en

hibridización de linajes como causal de las paradojas ontogenéticas del modelo clásico. Si la evolución siguió un curso distinto a la descendencia con modificación, entonces la teoría formulada para explicar los fenómenos está desacoplada de la realidad y sobrepasada por los hechos.

Sobre el origen híbrido de los percebes (Thecostraca, Cirripedia)

Los casos de hibridización exitosa en la naturaleza son raros, aunque en la mayoría de los animales marinos la reproducción sexual externa aparece antes que la fertilización interna. Mayoritariamente, los huevos y los espermios son descargados al agua, donde ocurre la fertilización. Se postula que, en los Ma que nos separan del Cámbrico, se habrían producido hibridizaciones ocasionales y aleatorias que habrían originado descendencia fértil. Este fenómeno también habría aumentado el número de genes y, concomitantemente, el tamaño del genoma. Estas quimeras secuenciales se habrían formado por hibridización entre linajes cuyos genomas parentales habrían evolucionado de forma tal que se expresan consecutivamente durante la ontogenia del organismo (Williamson, 2014). El primer fenotipo se expresaría en la larva, que luego de metamorfosearse da origen al fenotipo adulto. Durante la metamorfosis se recambia la expresión larval por la del genoma juvenil o adulto. El fenómeno implica que una forma larvaria preexistente se introdujo en la historia de vida del otro animal. Bajo esta concepción, las larvas serían adiciones tardías a la historia de vida y tendrían una importancia limitada en la clasificación de los adultos.

Se presume que los percebes han intercambiado componentes orgánicos y larvas, de modo que las formas pedunculadas evolucionaron por hibridización entre un artrópodo del tipo langostino y un no-artrópodo con forma de copa. Estos animales habrían iniciado una asociación simbiótica que habría facilitado la fertilización cruzada. El simbionte no-artrópodo puede haber tenido placodas cerca del extremo abierto, mientras que se fijaban al sustrato por el extremo cerrado. Se supone que un descendiente de este híbrido adquirió la larva *nauplius* por hibridización con un adulto nauplio (Williamson, 2006, 2009). De ahí en adelante, el componente crustáceo habría mudado para crecer mientras el componente no-artrópodo (el pedúnculo) crecería sin muda. Este proceso del crecimiento que afecta parcialmente al cuerpo es doblemente extraño. Primero, porque el desarrollo directo es más sencillo (más parsimonioso) que el desarrollo con metamorfosis y porque las mudas afectan a una parte del cuerpo y no a la otra. Además, en el registro fósil la aparición de los percebes pedunculados es anterior a la de los percebes sésiles, consistente con la secuencia propuesta.

Rhyzocephala

Los rizocéfalos merecen mención aparte. Sus larvas *nauplius* y *cypris* se

parecen a la larva de los percebes. Como adultos son parásitos de crustáceos decápodos y carecen totalmente de las características de un crustáceo o de un artrópodo. Este *impasse* trae a colación el origen del proceso (o procesos) que originaron a estos animales tan inusuales, porque las homologías desaparecen y no pueden usarse para inferir parentesco. Su ontogenia es tan paradójica que dichas relaciones difieren según el estadio en que se comparen sus filogenias. Sin duda un desafío que sobrepasa toda explicación ortodoxa.

Los rizocéfalos tienen una morfología tan modificada que es imposible correlacionar la posición de la genitalia con la segmentación larvaria y otras homologías (Glenner y cols., 2000). Luego que la larva se ha asentado, inyecta algunas células totipotenciales dentro del huésped. Estas se desarrollan como un ectoparásito con crecimiento *de novo* y diferenciación posterior, pero sin muda. El parásito adulto que eventualmente emerge no tiene cutícula quitinosa y carece totalmente de apéndices segmentados y de órganos excretores. Por lo tanto, la degeneración morfológica del adulto no sirve para discutir la monofilia de los cirripedios. Los biólogos se preguntan si son realmente percebes (Hoec, 1992). Se ha propuesto que los rizocéfalos adultos son no-artrópodos y que sus formas ancestrales adquirieron las larvas por hibridización con un percebe torácico. Es decir, por transferencia híbrida (Williamson, 2014). Aparentemente, la hibridogénesis que comprende transferencia de componentes y también de larvas, habría jugado un rol vital en la paradójica filogenia de los Cnidaria, lofoforados y percebes, tan llena de eventos de evolución convergente. Los adultos de estos taxa serían quimeras formadas por componentes de dos phyla distintos, donde el genoma de los crustáceos Thoracica consistiría de, **a)** un componente crustáceo, que se expresa en la etapa *cypris;* **b)** un componente no-artrópodo que se expresaría en la placoda capitular y órganos asociados; y **c)** una larva *nauplius*. Las *nauplius* y *cypris* de los facetotecta difieren de aquellas de los cirripedios y habrían sido transferidas desde otras fuentes (Williamson, 2014).

También existen las explicaciones *ad hoc* para este grupo paradójico. Por ejemplo, se sostiene que *la biología larval de los rizocéfalos se ha desarrollado bajo presiones de selección inducidas por la dificultad de ubicar un sustrato para el asentamiento, por las defensas en contra de la invasión parasitaria, y ante las demandas especiales impuestas por el sistema sexual del parásito* (Hoec, 1995). No escapará al escrutinio del lector que esta hipótesis ecológica es a todas luces lamarckiana, toda vez que una necesidad organísmica frente al ambiente percute la solución, tal como la caricatura del cuello de las jirafas. Pero aunque el lamarckismo es anatema para el neodarwinismo, los argumentos no son objetados por los editores y la literatura científica sigue arrastrando errores epistemológicos.

A la caza de la realidad: el controvertido origen de las larvas

El pensamiento tradicional sostiene que las larvas y su adulto correspondiente evolucionaron del mismo ancestro común y que los componentes de sus historias de vida son producto de descendencia con modificación. Recordemos que la mayoría de los animales tiene un plan corporal diferenciado anteroposteriormente, cuyos estudios se remontan a 1828, cuando Karl Ernst von Baer reportó la polaridad funcional en los huevos animales y su relación directa con el eje anteroposterior de los renacuajos (Wikramanayake, 2013). Pero la visión tradicional no da cabida a los cambios saltatorios ni a la hibridización, aunque los reconoce como hijos bastardos (Williamson, 2003). La presunción tradicional se instauró con Darwin y constituye la base del cladismo, aceptado dogmáticamente. No obstante haber sido puesto en duda por las teorías que involucran fusión de linajes por simbiogénesis (Margulis y Sagan, 2002), hibridización (Mallet, 2005b) y poliploidización (Otto y Whiton, 2000; Jiao y cols., 2014), el edificio conceptual de la síntesis moderna no se ha modificado en lo absoluto.

El punto es que muchas características larvarias son casi imposibles de explicar por selección natural. La única alternativa es presumir que los juveniles se fueron diferenciando gradualmente de las formas adultas en el transcurso del tiempo, debido a que no hay datos ni observaciones (Williamson, 1996, 2003). A pesar del alto grado de resolución de las técnicas actuales, las filogenias moleculares y morfológicas están plagadas de paradojas y confusiones homoplásticas.

Las incongruencias entre las larvas y el adulto metamorfoseado afectan a

los equinodermos, ascidias, bivalvos y gastrópodos (Strathmann y Eernisse, 1994). Pero el desarreglo no termina aquí, pues el enraizamiento de los animales bilaterios y su grupo hermano también es controvertido. La morfología sugiere que la raíz del árbol se encuentra entre los protostomios y deuterostomios, con los ctenóforos como su grupo hermano bilaterado. En cambio, el ADNr 18S sugiere que la raíz se encuentra dentro de los Lophotrochozoa, (con los acelomorfos y los gnatostomúlidos como grupos basales) mientras los cnidarios se consideran como grupo basal de los bilaterios (Peterson y Eernisse, 2001). Estas discrepancias, con algunos matices, aun se mantienen en la actualidad ***(p 247).***

La explicación convencional para el origen de las larvas en distintos taxa supone evolución fenotípica convergente, originada por presiones selectivas o mecanismos moleculares similares o idénticos, en grupos sin parentesco directo. Cuando se presume evolución paralela, las mutaciones derivadas de un ancestro común se presume que evolucionan en linajes independientes (Stern, 2013). Se acepta por defecto que las similitudes larvarias entre taxa no relacionados representan la misma solución organísmica a problemas ecológicos de dispersión y alimentación. Esta aseveración es independiente del sustrato ontogenético aunque sea diferente a todas luces. Por ejemplo, en la obra **Evolución Animal** (2002) Nielsen enfatiza la impresionante variación de los bilaterios y sus ciclos de vida bifásicos, pelagobénticos. El autor agrega cándidamente (y sin aventurar una hipótesis) que el desarrollo indirecto, con fase larvaria, evolucionó independientemente en Porifera, Cnidaria y Bilateria. De igual forma, en su libro **Sobre el Origen de los Phyla** (2004) Valentine sostiene con desparpajo que *alrededor de la mitad de los phyla de metazoos producen uno o más estadios larvales de vida libre, originados por evolución*. Luego agrega que *la explicación común y razonable para la utilidad adaptativa del desarrollo indirecto es que provee un método de dispersión poblacional que incrementa el flujo génico entre las poblaciones.* Esta explicación sostiene que el intercambio génico resultante da cuenta del origen del rasgo (la larva, en este caso). Esta lógica neolamarckiana se funda en el pensamiento *post hoc* ya que el resultado precede y explica a la causa. Consecuentemente, se origina una falacia teleológica, porque el fin determina el proceso y se da pie al mito de que un agente sobrenatural habría plasmado la trama de la vida (Gallardo, 2011). Este tren de pensamiento es típico del programa adaptacionista, criticado ácidamente por Gould y Lewontin (1979).

Otros autores con orientación similar han enfatizado el rol de las larvas en el ciclo de vida ancestral de los bilaterios. Las hipótesis *la larva primero* y la de *intercalación* proponen que el origen de muchos phyla está marcado **a)** por una condición larvaria inicial, o **b)** por intercalación, donde se supone

que el estado larvario aparece posterior y secundariamente en la ontogenia (Rouse, 2000a). Partiendo del supuesto de que las larvas iniciales tipo trocófora no se alimentaban (lecitotróficas), un análisis filogenético de las bandas ciliadas (prototrocas y metatrocas) de los *Spiralia (e.g.,* moluscos, anélidos, platelmintos, rotíferos, entoproctos, sipúnculos, equiúridos, etc.) indica que la evolución del rasgo fue múltiple, con nueve orígenes independientes y ocho pérdidas de genes. Un segundo análisis con los mismos datos generó parafilias grotescas, puesto que el origen independiente del rasgo habría ocurrido 17 veces (Rouse, 2000a). Pero a pesar del grado desmedido de reversiones pérdidas/ganancias que copan al árbol, no se discute nada al respecto. El dato en sí mismo parece ser la respuesta.

En la misma línea, Maslakova (2014) ha estudiado las larvas bifásicas de los nemertinos, y propuesto su derivación desde un ancestro con larva planuliforme *(pilidium)*, uniformemente ciliada y de alimentación planctónica. Se concluye que estas formas evolucionaron muchas veces independientemente en los pilidóforos y que la similitud con la larva trocófora de otros espiralia es resultado de convergencia evolutiva. No se entrega explicación al respecto.

La principal evidencia de transferencia larvaria se sostiene porque muchos animales tienen dos o más fases larvarias en su desarrollo. Por ejemplo, la trocófora de los moluscos se metamorfosea en una *veliger* con concha, que a su vez se transforma en un molusco juvenil. La *nauplius* de los cirripedios (estudiados por Darwin) se transforma en *cypris* y posteriormente en un percebe juvenil. Curiosamente, ni Darwin ni otros han sugerido cómo estas historias de vida pudieron haber evolucionado desde un ancestro común mediante descendencia con modificación. Posiblemente, la explicación a esta y otras peculiaridades moleculares (como las extremas variaciones morfológicas y de historia de vida de los *tecostraca*) se atribuya a evolución convergente (Pérez-Losada y cols., 2009). *Pero el concepto de convergencia es la descripción del fenómeno, no su explicación.*

Incongruencias larvarias

Si las larvas y sus adultos han evolucionado del mismo acervo genético, sus clasificaciones debieran ser compatibles. No obstante, muchas larvas se apartan de esta premisa. Por ejemplo, la larva *Zoea* del cangrejo *Dronia,* que se mimetiza poniéndose esponjas en el dorso, es extremadamente parecida a la del cangrejo ermitaño (*Pagurus*). Pero los cangrejos adultos se clasifican en infra órdenes diferentes. Así, se sugiere que los crustáceos con larva *nauplius* se hibridizaron con organismos naupliomorfos, explicando de ese modo la falta de correlación entre animales con dicha larva y la clasificación coherente del resto de los crustáceos. Para Williamson (2006), un ancestro de *Dronia* se habría hibridizado con un ancestro de *Pagurus* y dado origen a la larva

zoea que corresponde a un estadio del desarrollo.

Quizás la mayor anomalía entre larvas y adultos se da en la estrella de mar, *Luidia sarsi*, cuyos huevos fertilizados devienen en una larva bilateral que lleva en su interior un pequeño juvenil de simetría radiada (Williamson y Vickers, 2007). Obviamente esta paradoja requiere una explicación hasta ahora inexistente.

Otra paradoja se presenta en las larvas de evolución reciente, como en el caso de dos especies de *Hydra*. Aquí, ambos hidroides habrían adquirido sus medusas después que un género emparentado se hubiese dividido en sus especies constitutivas.

En los casos en que hay metamorfosis, se sugiere que los organismos involucrados se habrían hibridizado y formado un solo animal con dos fases del desarrollo (Williamson, 2001). El descarte de los órganos larvales durante la metamorfosis es difícil de congeniar con la suposición de que esas larvas (y los adultos que surgieron de ellas) divergieron gradualmente del mismo *stock* mediante selección natural.

La teoría de la transferencia larvaria sostiene que esos estadios evolucionaron mucho antes que existieran los animales con desarrollo larvario (Williamson, 2001). Afirma además que las formas larvarias se transfirieron por hibridización en baja frecuencia entre diferentes taxa. Esto implica que las larvas solo aparecieron después que se establecieron los taxa. Esta idea, aunque heterodoxa, ofrece una posible explicación a la gran disparidad morfológica detectada en Burgess Shale. En efecto, la información molecular nuclear y mitocondrial es incompatible con la suposición de que durante la explosión del Cámbrico se habría producido una gran y rápida radiación adaptativa de los metazoos. Más bien, los datos apoyan una súbita y amplia diversificación precámbrica (Bromhan y cols., 1998).

Las primeras larvas trocóforas se habrían adquirido por hibridización entre al menos siete phyla cuyos adultos se asemejan a una *Trochosphaera*, o a animales que hubiesen adquirido dichas larvas al hibridizarse con esos rotíferos. *Trochosphaera* representa un grupo de rotíferos con cuerpo esferoidal que se parece a la larva *trocófora*. Esta similitud sirvió para proponer que los rotíferos habrían evolucionado por pedomorfosis de las *trocóforas,* aunque no existe consenso. Sin embargo, la similitud entre ambos grupos parece apoyar la hipótesis de que las larvas de los rotíferos se originaron siendo adultos en taxa filogenéticamente distantes. Pero también hubo componentes que se transfirieron inter taxa. Por ejemplo, el lofóforo presente en los briozoos, forónidos, braquiópodos, entoproctos y hemicordados pterobranquios, es un órgano sofisticado y complejo que dudosamente hubiera evolucionado tantas veces sin ancestría que ligue dichos fenómenos.

Phyla animales con larva *trocófora:* poliquetos, equiuroideos, sipunculoideos y moluscos

Estos taxa se agrupan porque comparten la larva *trocófora.* Los poliquetos son anélidos de cuerpo segmentado cuyo intestino va directamente desde la boca al ano. Son celomados cuya cavidad está dividida por septos. Los taxa excluidos son gusanos marinos celomados pero no segmentados, que presentan una proboscis en el extremo anterior y su celoma no está dividido. Los sipúnculos también son gusanos marinos, celomados y no segmentados. Carecen de proboscis y el ano no se encuentra en el extremo posterior. Carecen de vasos sanguíneos. Los moluscos, por su parte, forman un gran phylum que incluye los caracoles, babosas, almejas, pulpos y calamares, entre los más comunes. La mayoría son animales marinos que presentan una concha protectora externa, perdida secundariamente. En algunos grupos, la boca presenta la rádula, suerte de escofina que permite raspar las superficies para extraer el alimento. Los bivalvos en cambio son filtradores y los cefalópodos tienen tentáculos con ventosas y un pico córneo. Son animales celomados, pero esta cavidad del cuerpo está muy reducida.

Las investigaciones sobre la *trocófora* de estos taxa han concluido: **a)** que su desarrollo es estructuralmente muy similar, **b)** que todos heredaron estas larvas desde un ancestro común, y **c)** que las larvas han permanecido virtualmente invariantes. Sin embargo, los adultos han divergido enormemente, apareciendo incluso nuevos parámetros del desarrollo (Williamson, 2003). La enorme diversidad de los adultos y la uniformidad larvaria podrían explicarse por transferencia larvaria a partir de uno o más grupos filogenéticamente distantes. Efectivamente, el modo de metamorfosis de estas *trocóforas* es totalmente diferente en cada phyla. Entonces, si nos ceñimos a la descendencia con modificación, es difícil explicar cómo pudieron haber evolucionado a partir de una sola forma ancestral.

En los poliquetos la metamorfosis difiere incluso entre familias, y el único rasgo que comparten estas variantes es la enorme pérdida de tejido larvario. El ganglio cerebral, el estomodeo y el estómago medio son los únicos órganos larvarios que persisten en la metamorfosis mientras el resto experimenta distintos grados de rediferenciación. Por ejemplo, el ectodermo larvario no contribuye en nada a la próxima fase del desarrollo y el sistema nervioso del adulto se desarrolla a partir de centros proliferativos completamente separados del estadio larvario. Aun más, el celoma así formado es un esquizoceloma. Note el lector que este desacople larva-adulto indica que estamos frente a un nuevo recableamiento genómico. Es como si se apagase una orquestación ontogenética y se encendiese otra. La genómica funcional podría aventurarse

en esta dirección, aparentemente fructífera.

Nótese que el poliqueto *Polygordius* no tiene una segunda etapa larvaria y la larva *trocófora* (comparada con el gusano segmentado adulto), tiene dos sistemas nerviosos que funcionan independientemente. Esta peculiaridad tendría una mejor explicación si se asumiese que las dos fases se originaron de ancestros independientes. Es paradójico y desconcertante suponer que un mismo animal pueda desarrollar dos sistemas nerviosos traslapantes y que dicha arquitectura represente una ventaja adaptativa. Pero las peculiaridades no terminan aquí. Posteriormente, el tejido larval de *Polygordius* se desintegra y es succionado por el gusano joven, en un proceso llamado *metamorfosis cataclísmica.* Estas peculiaridades indican que se requiere otra explicación para resolver las groseras paradojas mencionadas.

En los gusanos marinos equiúridos, la metamorfosis es gradual, no cataclísmica. Su relación con los anélidos es difícil de justificar, a menos que se presuma que adquirieron su fase larvaria desde varios grupos distintos de anélidos. Con respecto a los moluscos, el consenso dicta que la *trocófora* es la forma larvaria ancestral, porque se encuentra solamente en unos pocos géneros de gastrópodos prosobranquios, chitones y bivalvos. La mayoría de los moluscos no muestra trazas de dicho estado larval. La metamorfosis desde la *trocófora* hacia el estado *veliger* no es cataclísmico, pero casi ninguno de los tejidos y órganos propios de la *trocófora* se retienen en la *veliger.* En síntesis, ninguna *trocófora* se desarrolla en una segunda larva o juvenil, y ninguno de los intrincados métodos de metamorfosis congenia con una evolución gradual por selección natural. Los datos y las paradojas que crean estos animales podrían tener una explicación alternativa.

Curiosamente, el gastrópodo prosobranquio de agua dulce, *Viviparus viviparus,* tiene desarrollo directo y, en contraste con la gran mayoría de los moluscos, es un deuterostomio. Este animal comienza su desarrollo como un deuterostomio enterocelomado pero finaliza como un molusco convencional. Se supone que los animales que introdujeron la fase trocófora en sus ciclos de vida deberían haber logrado alguna ventaja *(e.g.,* mayor número de huevos). Así, la *trocófora* original pudo haber usado el estadio tardío del desarrollo como fuente de nutrición (Williamson, 2003).

La teoría larvaria de la evolución no es contraria al darwinismo, pero difiere de este porque no cree que todos los phyla y clases animales hayan evolucionado en forma gradual y continua desde un ancestro común (Williamson, 2003). Entonces, se propone hibridización de linajes independientes. Esta proposición es un dolor de cabeza para la doctrina de descendencia intrafilética vertical. La nueva visión tendría un componente darwiniano, otro por simbiogénesis y un tercero por hibridogénesis (Vinogradov y cols., 1990; Vino-

gradov y Chubinishvili, 1999). También sostiene que la explosión del Cámbrico habría incluido la fusión de linajes y que la transferencia larvaria habría ocurrido antes que existieran los animales larvados (Williamson y Vickers, 2007). Filogenéticamente, implica que los árboles derivados del análisis de adultos estarían errados. Adicionalmente, como las larvas *trocófora* se habrían adicionado tardíamente a la historia de vida de los moluscos, anélidos, equinodermos y cordados, no habrían evolucionado a partir de un ancestro común con larva *tornaria*. Nótese que la clasificación actual agrupa a los equinodermos con los hemicordados debido a la larva que comparten. Sin embargo, no incluye otros equinodermos cuyas larvas se desarrollan como un tipo de protostomio esquizocelomado, de simetría radial. Entonces debieran ubicarse en un nuevo Superphylum, por su diferente tipo de metamorfosis a nivel de phyla.

Respecto de la visualización del origen de linajes similares a las larvas actuales, se supone que habrían ocurrido al menos 10 hibridizaciones interfiléticas en el Devónico inferior, hace unos 400 Ma. Un vuelco inesperado a esta hipótesis se generó con el artículo de Williamson (2009), quien postula que las orugas de los insectos holometábolos habrían evolucionado desde un ancestro de los onicóforos, por hibridogénesis. Las rúbricas genéticas de esta hibridización podrían detectarse genómicamente, dando origen a una hipótesis empírica. En ese mismo número de la revista e inmediatamente a continuación del artículo mencionado, Hart y Grosberg (2009) responden enconadamente porque los genomas de los insectos holometábolos y sus supuestos linajes ancestrales no guardan relación 2:1 en cuanto a contenido de ADN. Los autores esperaban un tamaño genómico que fuese la sumatoria del de sus progenitores, presunción que no se cumplió. Consecuentemente, la hipótesis de Williamson fue desacreditada. En defensa de Williamson, agrego que el tamaño del genoma no es un argumento irrefutable contra la hibridogénesis ni la poliploidización. En muchos organismos con una historia filogenética de paleo-poliploidización se produce diploidización estructural, que dificulta enormemente el reconocimiento del fenómeno (Wolfe, 2001). La poliploidización de antigua data (1,5 x 10^8 Ma) que afecta a la levadura, *Saccharomyces cerevisiae*, solo pudo ser detectada por análisis genómicos complejos debido a restablecimiento de la segregación disómica, pérdida de la sintenia debido a reordenamientos cromosómicos, y pérdida masiva o alteración estructural en los genes duplicados (Wolfe y Shields, 1997). Pero estos autores no lograron establecer si se trataba de poliploidía segmentada, de un solo evento masivo de duplicación, o de varios eventos recurrentes. Pero claramente, en las levaduras, el tamaño del genoma no entregó ninguna pista sobre su origen. Solo la búsqueda de tetrálogos (parálogos originados por duplicación o poliploi-

día) logró identificar el fenómeno. Una estrategia similar habría clarificado el postulado de Williamson.

El origen de los planes corporales complejos se ha estudiado mediante dos hipótesis fundamentales basadas en el origen de las larvas. La primera sugiere que los animales ancestrales eran formas pelágicas pequeñas, similares a las larvas actuales. El cuerpo adulto, con simetría bilateral, habría evolucionado más tarde. Una segunda hipótesis sugiere que el plan corporal de los bilaterios adultos es la fase inicial y que el plan corporal larval apareció por intercalación de rasgos en una ontogenia de desarrollo directo (Raff, 2008). Usando la parsimonia evolutiva y apegándose a la descendencia genealógica con modificación, se sugiere que en el primer caso deberían encontrarse pocos genes comunes para el diseño del adulto. Sin embargo, los datos señalan que son altamente compartidos. Además, si las larvas hubieran aparecido por coopción de genes expresados en los bilaterios adultos (cuyas larvas evolucionaron independientemente), estas deberían mostrar convergencia morfológica aunque se utilicen distintos genes. Como la expectativa es contradicha, se concluye que los diseños larvarios tuvieron origen independiente. Así, los fósiles del Cámbrico con aspecto embrionario serían consistentes con el desarrollo directo de la ontogenia ancestral de los adultos. Las larvas planctónicas, como novedad ontogenética, habrían aparecido durante el Cámbrico (Raff, 2008). Nótese sin embargo que, si ha existido hibridización de linajes, la parsimonia evolutiva no representa el verdadero modo de evolución. Recordemos que los genes que modulan los planes del desarrollo son altamente conservados. Sin embargo, el desarrollo de las larvas muestra coopción por un nuevo conjunto de genes que sería lo esperado de acuerdo al modelo de hibridización inicial. Podría contra-argumentarse, además, que el hecho de cooptar por otra batería del desarrollo resulta del encendido total o parcial del otro genoma fusionado. La coopción es la descripción del fenómeno donde un elemento génico de una etapa inicial del desarrollo puede involucrarse en otra vía ontogenética. Pero la coopción es la descripción, no la explicación del fenómeno subyacente, aun sin resolución.

Origen del lofóforo y de las quimeras

Se afirma que las inferencias acerca del origen de las larvas y de los lofóforos están erradas (Williamson, 2013). Los lofoforados (briozoos, forónidos, braquiópodos y hemicordados pterobranquios) serían quimeras. Sus órganos de alimentación son anillados, con aspecto de herradura, espiralados o tentaculados huecos, que rodean la boca. Los lofóforos, descritos originalmente en el siglo XIX, se suponen heredados de un ancestro común. El clado Lopho-

throchozoa fue propuesto en 1995 y goza de amplia aceptación. Pero posteriormente, el mismo autor que lo erigió demostró molecularmente que sus taxa constituyentes no derivan de un ancestro común, por no formar un clado monofilético (Passamaneck y Hylanych, 2006). Se supone que la aparición del lofóforo resultó de múltiples hibridizaciones que transfirieron distintos componentes entre celenterados que aun no adquirían los cnidia, y diferentes linajes de animales distantes, durante el Paleozoico inicial.

Otras críticas a la ancestría común abarcan las actuales clasificaciones que colocan a ciertos equinodermos en un superphylum diferente del resto, y a una clase de hemicordados en un superphylum diferente de sus otros congéneres (Williamson, 2013). Por eso, se hipotetiza que los hemicordados habrían resultado de hibridizaciones tempranas y tardías que contribuyeron a la adquisición de sus diferentes tipos de larva. Por ejemplo, muchos hemicordados tienen larva *tornaria,* pero los hemicordados pterobranquios presentan larva trocófora y un prominente lofóforo, cuya presencia paradójica es pasada por alto.

A partir de un modelo de evolución gradual donde las larvas y sus correspondientes adultos se habrían originado por descendencia con modificación, Balfour (citado por Williamson) propuso en 1880 que las larvas se habrían transmitido desde fuentes desconocidas. También dedujo que las larvas de los equinodermos aparecieron solo después de establecerse las Clases. Contrastando con Haeckel, Williamson (2013) sostiene que un equinodermo ancestral adquirió la larva bilateral por hibridización con un hemicordado enteropneuto con larva tornaria. Mediante subsecuentes hibridizaciones la larva bilateral se habría difundido en la mayoría de los equinodermos.

Actualmente se sostiene que los diversos tipos de equinodermos se establecieron al final del Ordovícico y que sus genomas poseían menos genes que en la actualidad. En este mismo sentido, Williamson sostiene que la mayoría de los phyla animales se originaron durante la explosión del Cámbrico, cuando muchas quimeras convergieron por hibridización de linajes dispares. Entonces, la explosión del Cámbrico puede visualizarse como un retículo complejo en la cual muchos linajes se fusionaron. *Ergo,* no pueden ser representados adecuadamente en los árboles filogenéticos bifurcantes que dominan la sistemática moderna. Esta misma limitante es la que enfrentan quienes trabajan en poliploidía porque los algoritmos para generar filogenias no pueden dar cuenta de la evolución reticulada que surge por hibridización de linajes.

Algunos animales de la singular y estrambótica fauna de Burgess Shale tienen una anatomía cuyos rasgos parecieran derivarse de dos o más phyla modernos. Por ejemplo, *Anomalocaris* podría ser un artrópodo, dependiendo de la extensión que otorguemos a ese taxón. No obstante, su boca redonda y sus dentículos internos se asemejan a la de un cordado ciclóstomo más que a

la de un artrópodo. Por su parte, *Nectocaris* tenía tentáculos y ojos como los cefalópodos, una concha de dos valvas y un cuerpo de cordado. Estos ejemplos representarían quimeras extintas formadas con componentes de diferentes phyla. En cambio, los percebes de la actualidad corresponderían a quimeras vivientes. Aparentemente, la cutícula mudable solo muestra el aspecto de langostino de los percebes, mientras que las partes externas no exhiben el mismo diseño. Al respecto, se propone que los percebes corresponderían al híbrido entre un artrópodo de aspecto de langostino y un animal no artrópodo, con aspecto de matraz y placas duras cerca del extremo abierto. Se sugiere que los genomas de estos dos tipos de animales se expresan juntos para dar forma a esas aparentes quimeras vivientes. Todos los descendientes de la hibridización habrían adquirido la larva *nauplius (*pero no el estado *cypris*).

Origen de la larva de los cordados

La transferencia de genomas por hibridización de linajes también habría dado origen a los cordados que presentan larvas. Se considera que esta hipótesis sería muy factible en ciertos casos, y aparentemente sería la única explicación para las múltiples anomalías del desarrollo de los cordados (Williamson, 2012). En tal sentido, se sugiere que las primeras larvas habrían sido un híbrido sexuado entre dos especies lejanas. Los espermios de una habrían fertilizado los huevos de la otra, eclosionando como larva con similitudes hacia uno de ambos progenitores. Más tarde se habrían metamorfoseado en juveniles parecidos al otro progenitor. Como corolario, los descendientes de estos cruzamientos interlinajes habrían dado origen a quimeras secuenciales. Las larvas serían adiciones tardías a la historia evolutiva de las especies que las presentan. Pero dichos organismos no serían los ancestros de las especies con larvas. Nótese además que los phyla mayores de los controvertidos Lophotrochozoa son los anélidos y los moluscos, aunque ninguno de estos phyla tiene lofóforo. Pero como las larvas y los lofóforos son considerados adiciones tardías a la historia de vida de los animales, no deberían usarse para indicar que los adultos correspondientes han evolucionado de ancestros comunes. Esto es derechamente polifilia. En efecto, el análisis molecular de Passamaneck y Halanych (2006) señala contundentemente que los lofoforados son una entidad taxonómica polifilética.

Experimentos de hibridización entre ascidias y erizos de mar

La hipótesis de la transferencia larvaria sostiene que las larvas fueron trans-

feridas por hibridización entre taxa filogenéticamente distantes. Como forma de sustentar su hipótesis, Williamson y Boerboom (2012) realizaron hibridización experimental entre gametos animales de distintos phyla. Para ello, mezclaron huevos de la ascidia *Ascidia mentula* con esperma concentrado del erizo *Echinus esculentus*. El experimento produjo 3000 larvas plúteo con ocho brazos, de las cuales algunas se desarrollaron en erizos adultos, otros tuvieron simetría pentarradiada o tetrarradiada. Estos animales sobrevivieron hasta cuatro años y produjeron huevos fértiles. La mayoría de las larvas plúteo experimentaron reabsorción de sus brazos y se convirtieron en entes esferoidales, algunos conteniendo una larva con aspecto de renacuajo, pero que no eclosionaron.

En otro experimento, los huevos del erizo *Psammechinus miliaris* mezclados con espermios de la ascidia, *Ascidiella aspersa* se desarrollaron como larvas plúteos de cuatro brazos. Todas ellas reabsorbieron los brazos y se convirtieron en esferoides que se dividieron reiteradamente y se posaron en el fondo. Algunos de estos esferoides desarrollaron inclusiones que mostraban ciertos rasgos de ascidia; pero su desarrollo se estancó en esa etapa. Algunos tenían formas irregulares mientras otros se dividieron y produjeron más esferoides (Williamson y Boerboom, 2012).

Pese a que la hibridización es anatema para el neodarwinismo, el trabajo con híbridos de erizos de mar logró un espectacular avance en la comprensión de los programas moleculares del desarrollo. Por ejemplo, el cruzamiento de erizos de mar de desarrollo directo (espermios de *Heliocidaris erythrogramma*) con óvulos de *Heliocidaris tuberculata* (de desarrollo indirecto) da origen a híbridos que se diferencian de ambas especies parentales. Las células ectodérmicas que difieren radicalmente entre las dos especies, son intermedias en los híbridos. Los diseños de expresión génica en los tejidos embrionarios del híbrido muestran una amplia variedad de combinaciones de diseño de expresión génica parental. Algunos genes que no se expresan en una de ambas especies parentales, sí se expresan en el híbrido, mientras que otros genes se expresan idénticamente en ambos progenitores y en el híbrido. Otros genes muestran diseños de expresión novedosos o mal expresados en los híbridos. Estos resultados señalan la presencia de interacciones regulatorias conservadas y novedosas, donde las larvas expresan genes ya presentes en ambos progenitores, mediante ajustes derivados de la fusión de sus genomas. Este ejemplo señala que la evolución de una nueva ontogenia no requiere un recableado completo del sistema regulatorio. En efecto, los cambios en unos pocos genes reguladores maestros (que especifican los módulos como territorios de expresión) son suficientes para cambiar la arquitectura del desarrollo y, consecuentemente, alterar la forma del adulto (Nielsen y cols., 2000). En

esta misma línea, la forma pentarradiada del erizo *Strongylocentrotus purpuratus* se logra por un desarrollo indirecto, donde ciertos tejidos imaginales son separados en la larva. El complejo *Hox* de esta especie consta de 10 genes, pero solamente dos se usan durante toda la embriogénesis, aunque todos se expresan en distintas combinaciones en los tejidos del adulto. Es altamente sugerente que algo no encaja en el modelo clásico, porque el estadio larvario no requiere la expresión del conglomerado *Hox,* pero el desarrollo del adulto sí lo requiere (Arenas-Mena y cols., 1998).

El rechazo a la evolución saltatoria es uno de los más grandes errores históricos que ha cometido la biología evolutiva (Thielssen, 2009). La frustración macro-filogenética y sus paradojas, mantenidas por más de 100 años, podrían corregirse en gran parte si se aceptara como hipótesis operacional que la evolución reticulada y la fusión de linajes que originan redes filogenéticas redundantes provienen de distintos ancestros. También habría que iniciar investigaciones con una serie de hipótesis que jamás se han puesto a prueba. El origen de las larvas por hibridización de linajes no es el desvarío de zoólogos marginados o de mentes extraviadas o mesiánicas. Por el contrario, esas ideas reflejan la independencia científica de quienes desafían el *statu quo* y el dogmatismo consensuado. La realidad biológica del *territorio* ha demostrado ser mucho más amplio y complejo que el *mapa* del siglo XIX, que no conocía la biología molecular.

Radiación macroevolutiva de los mamíferos euterios

Las relaciones entre los Prototheria (monotremas), Metatheria (marsupiales) y Eutheria (placentados) han sido controvertidas por mucho tiempo y pueden resumirse en dos proposiciones: Theria y Marsupiodonta. La primera, basada en rasgos morfológicos, excluye a los monotremas del clado marsupiales-euterios, mientras que la hipótesis Marsupiodonta, separa a los placentados del agrupamiento marsupiales-monotremas. La evidencia molecular basada en genes nucleares y en retroposones ha dado apoyo contundente a la hipótesis Theria, permitiendo además, explicar en forma más parsimoniosa el origen de la impronta genómica (Killian y cols., 2001).

Debido a la radiación explosiva de los mamíferos, algunos nodos no han podido ser resueltos adecuadamente (Novacek, 1992). No obstante, gran parte de los órdenes de mamíferos reconocidos morfológicamente han sido confirmados por estudios moleculares, con excepción de Insectivora, que se divide en dos clases distintas. Además, los análisis mitocondriales han corroborado las relaciones de hermandad entre los Anthropoidea y los Dermoptera (lemures voladores), señalando que los primates son un grupo parafilético (Árnason y Janke, 2002).

Otra conclusión tiene que ver con la formación de varias agrupaciones monofiléticas inesperadas, como los Afrotheria (mamíferos de origen africano), los Primatomorpha (Primates y Dermoptera) y los Zooamata (Pholidota, Carnivora y Perissodactyla). Pero el resto de la filogenia es clara y permite reconocer grandes agrupaciones cuyos orígenes coinciden con los eventos de tectónica de placas que disgregaron Pangea. Por ejemplo, Paenungulata reú-

ne a los grupos africanos Hyracoidea, Proboscidea y Sirenia. Por su lado, los Cetartiodactyla forman un grupo monofilético que reúne Artiodactyla con Cetacea y sugiere que las ballenas se originaron a partir de ancestros ungulados en vez de carnívoros (Liu y Miyamoto, 1999).

El origen de los cetáceos es uno de los ejemplos más completos de macroevolución documentada en fósiles. Las relaciones filogenéticas establecidas en base a secuencias repetidas cortas, corroboran otras evidencias, indicando que los cetáceos evolucionaron a partir de un ancestro arciodáctilo, y no de los mesoníquidos (Thewissen y Williams, 2002). Las ballenas forman un grupo monofilético con los hipopótamos y estos, a su vez, constituyen un grupo monofilético separado de los cerdos y pecaríes (Nikaido y cols., 1999).

Durante el Mesozoico, hace unos 250 Ma, se alcanzó el grado anatómico mamífero, proveniente de varias líneas de reptiles terápsidos. Los mamíferos se definen exclusivamente en base a la articulación escamoso-dentario, un consenso no libre de serias disputas debido a que no es una clara sinapomorfía. En el Jurásico, los mamíferos se diferenciaron en dos líneas divergentes. Una de ellas dio origen a los monotremas y la otra a los marsupiales y euterios. Estos ancestros se agrupan en una compleja madeja evolutiva de alrededor de 25 linajes que coexistieron con los dinosaurios no aviares y otros pequeños vertebrados. La evolución temporal de los primeros mamíferos se caracteriza por la existencia de unas pocas líneas filéticas muy largas, que se prolongan hasta las profundidades del Mesozoico. Durante el Cenozoico, en una estrecha ventana que se inicia alrededor de los 66 Ma luego de la extinción masiva del Cretácico-Paleoceno, se inició la radiación explosiva de los 18 órdenes conocidos en la actualidad (Murphy y cols, 2001). Pero no es sino hasta 55 ó 50 Ma atrás que empiezan a aparecer claramente los linajes que nos son familiares (Yoder, 2013). Es decir, en aproximadamente 15 Ma se produjo la enorme radiación de formas que nos sorprenden. Actualmente se conocen unas 5.400 especies vivientes y unos 4.000 géneros fósiles que desarrollaron una diversidad ecomorfológica espectacular, ejemplificada por la colonización del medio aéreo, marino, terrestre y subterráneo.

El origen y diversificación de los mamíferos euterios, a partir de los cinodontes premamiferoideos, marcan una importante transición en la evolución de los vertebrados. Sin embargo, es poco comprendida, a pesar de contar con un registro fósil bastante completo y extenso. El esquema de relaciones entre algunos de sus taxa está claramente establecido, mientras otros permanecen sin resolución y son el foco de grandes debates, a pesar del advenimiento de las técnicas moleculares (Novacek, 2001). Cabe destacar que la así llamada radiación de los mamíferos es completamente distinta del fenómeno reconocido por Darwin respecto de los pinzones de las Galápagos. En este caso, se

trata de una multitud de formas ecotípicas atribuidas a especies diferentes, que difieren básicamente en la forma del pico, pero que han conservado la morfología. Respecto de los mamíferos, se trata de un fenómeno más antiguo, caracterizado por una explosión de taxa con jerarquía de órdenes, es decir, un esquema paradigmático de macroevolución, además, incomprendido.

Las filogenias moleculares (Murphy y cols., 2001) y las basadas en el análisis molecular combinado con datos fenómicos, cartografiados sobre el registro estratigráfico, ubican a los quirópteros, los cetáceos, arciodáctilos, proboscídeos, carnívoros y perisodáctilos, en un mismo clado o en clados muy próximos (O´Leary y cols., 2013). La espectacular disparidad del grupo, desde un ancestro del tipo insectívoro generalista, no solo se refleja en la enorme diferencia de peso y tamaño entre el murciélago moscardón *Craseonycteris thonglongyai*) de dos gramos, y la ballena azul, de 100 toneladas. También deja en evidencia la gran disparidad en las especializaciones ecomorfológicas y anatómicas de dicho clado a partir del pequeño ancestro generalista. Entre las modificaciones fundamentales podemos mencionar la transformación (o pérdida) de la dentición; la transformación de las extremidades para nadar, cavar, asir, volar, correr, etc.; el tegumento externo, la comunicación por ecolocalización, los hábitos alimentarios, etc.

Esta disparidad morfofuncional ha sido clásicamente atribuida a factores ecológicos y biogeográficos debido a la coincidencia con el inicio de la deriva continental, hace aproximadamente 135 Ma. El desplazamiento tectónico habría generado aislamiento de los grupos iniciales y, por lo tanto, contribuido a la especiación (Eisenberg, 1981; Yoder, 2013). Para Ridley (1996) la diversificación de las estructuras craneanas y la modificación de la dentición a partir de los pelicosaurios, se explican por selección natural y adaptación a diversos nichos. Otra hipótesis ecológica muy socorrida para la radiación es la del *nicho vacío.* Esta subraya que las oportunidades liberadas al extinguirse los taxa ecológicamente dominantes, permitieron el florecimiento de otros. Consecuentemente, la extinción del Cretácico, que eliminó a la mayoría de los dinosaurios, habría promovido la radiación adaptativa de los mamíferos (Dos Reis y cols., 2014). Para otros, en cambio, las características clave de los mamíferos *(i.e.,* oído medio, mandíbula y dientes tribosfénicos) se habrían diversificado ya en los grupos del Mesozoico. De este modo, se habrían multiplicado las oportunidades para desarrollar especializaciones ecológicas convergentes, similares a las que vemos en los mamíferos modernos. Estas ideas intentan suavizar la aparición explosiva de las novedades evolutivas de los euterios, estirando su origen desde el Jurásico al Cretácico (Luo, 2007). Pero el análisis morfológico profundo apoya la conclusión de que los ancestros de los euterios evolucionaron rápidamente en el Cenozoico y no en el Mesozoico.

Por lo tanto, durante su diversificación sucedieron variados eventos vicariantes y de dispersión a gran escala (incluso a través de barreras marinas) que permiten explicar su distribución actual (Yoder, 2013).

Una segunda mirada a estas hipótesis ecológico-biogeográficas deja entrever un sesgo interpretativo y el uso reiterado de las falacias *post hoc* (= a consecuencia de esto), utilizadas *a pasto (p 567).* Esta transgresión lógica, también llamada *correlación coincidente* o *causalidad falsa,* afirma (o asume) que si un acontecimiento sucede después de otro, el segundo es consecuencia del primero. Entonces, la selección natural, la deriva continental o la extinción de los dinosaurios se convierten en agentes causales de la radiación, aunque no entreguen una mejor comprensión del fenómeno. Esta narrativa presupone que la alopatría o la extinción *per se* son agentes desencadenantes e impulsores de la disparidad morfológica que apreciamos entre los órdenes. Sin duda, se requiere una explicación mejor fundamentada.

Es más probable que los fenómenos de extrema diversificación morfológica interordinal, que acontecen en una estrecha ventana de tiempo evolutivo *(i.e.,* explosión del Cámbrico, radiación de las angiospermas, radiación de los mamíferos, etc.), radiquen causalmente en alteraciones genómicas drásticas que modificaron la regulación epigenética del desarrollo, promovida por algún factor que aun desconocemos. Dados la conservación evolutiva y el tamponamiento ontogenético generado por los cuatro conglomerados *Hox* de los mamíferos, suena improbable que los únicos elementos involucrados en su extrema radiación sean las diferencias regulatorias. Tal extrema transformación morfofisiológica requiere un recableamiento drástico de las vías ontogenéticas para alterar tan profundamente la forma y función. Obviamente se precisan procesos más trascendentes que la sobreexpresión o neofuncionalización de alelos redundantes.

Recordemos, además, que el grado mamífero de complejidad orgánica está definido exclusivamente en base a la articulación escamoso-dentario. Pero este rasgo definitorio se alcanzó simultáneamente en más de un linaje de reptiles mamiferoideos, poniendo en duda la monofilia de los euterios (Colbert, 1980; Vaughan, 1978). Bajo esta hipótesis, es muy factible que varios linajes independientes, diversificados morfológica y genéticamente, hayan alcanzado la condición articular cráneo-mandibular durante el Mioceno. Consecuentemente, estos linajes habrían sido aglutinados como mamiferoideos porque compartían un mismo grado de complejidad anatómica, aunque hayan derivado de distintos clados. Estos linajes habrían continuado su diferenciación en el Cenozoico, inflando la disparidad de los mamíferos euterios debido a su derivación polifilética. Aunque disidente, esta hipótesis filogenética podría explicar las pertinaces discrepancias morfológicas, estratigráficas o molecu-

lares que desafían a los análisis más sofisticados desde hace más de 70 años. También podría explicar la heterogeneidad de la variación cromosómica y su rol relativo como barrera reproductiva en el clado en cuestión. Por ejemplo, los grados Monotremata y Marsupialia son muy conservados cariotípicamente. En cambio, entre los euterios, e independientemente del número de especies de algunos órdenes y familas *(i.e.,* Xenarthra, Lagomorfos, Quirópteros, Cetáceos o Félidos), hay constancia cariotípica relativa o extrema. Esta constancia contrasta con la enorme disparidad numérico-estructural de roedores, arciodáctilos y primates (O´Brien y cols., 2006). Frente al porqué de la constancia/multiformidad cariotípica interordinal, no hay respuesta o se estima que es variación espuria e inconducente, lo que al final es lo mismo.

También es pertinente recordar el enorme impacto de la TGL y la hibridización de linajes por poliploidización en el origen quimérico de la vida. En efecto, recientemente se han añadido múltiples instancias de poliploidización intracelular, en bacterias y virus, a las ya conocidas en plantas y animales. Ello señala el dinamismo hereditario y destaca la hibridización como atributo recurrente en la complejización genómica del árbol de la vida (Oliverio y Katz, 2014; Perales y cols., 2015). Conociendo los rápidos efectos genómicos que inciden en el síndrome adaptativo derivado de la poliploidización (Soltis y cols., 2014) y teniendo en cuenta las cinco rondas de duplicación genómica total reportadas en plantas (y al menos tres en el linaje de los cordados; Van de Peer y cols., 2010), parece más sensato buscar respuestas en los factores epigenéticos (o en la polifilia), que continuar argumentando lamarckianamente. No obstante lo anterior, no se ha realizado ningún intento serio de relacionar la paleopoliploidización con las radiaciones adaptativas, debido a la convicción y hegemonía de la descendencia con modificación… y la radiación de los mamíferos sigue sin comprenderse.

Capítulo 13

Novedades Evolutivas



Introducción

La pregunta acerca del origen de las novedades evolutivas siempre ha puesto al darwinismo en una posición muy incómoda. Poco después de publicado el libro de Darwin, St. George J. Mivart (1871) se preguntaba sobre el origen de las glándulas mamarias. Su inquietud apuntaba a si era concebible que la cría de cualquier animal se hubiese salvado de morir por chupar accidentalmente una gota del fluido escasamente nutritivo que se había producido accidentalmente en una glándula cutánea hipertrofiada de su madre (Wagner y Lynch, 2010). Muchos otros biólogos han repetido críticas de este tenor al notar que no hay evidencias empíricas sobre estadios incipientes de estructuras útiles. Frente a la presunción neodarwiniana de que la evolución procede desde lo inexistente hacia lo elaborado mediante secuencias intermedias favorecidas por la selección natural, Gould (1985) agrega que *one point stands high above the rest: the dilemma of incipient stages* (un asunto sobresale del resto: el dilema de los estadios incipientes). La objeción es clara porque no se puede volar con 3% de un ala. Actualmente, las herramientas de la biología molecular y la genómica comparada pueden abordar esta pregunta, que no tiene explicación mediante gradualidad selectiva.

Históricamente han existido dos programas de investigación evolutiva para encarar el estudio de la macroevolución. El primero estudia la *adaptación,* es decir, la modificación de caracteres que resultan debido a la selección natural. Su objetivo es tratar de comprender cómo esta ha moldeado la adecuación, la morfología, la fisiología, las historias de vida y el comportamiento de los organismos, con el fin de incrementar su éxito reproductivo (Hoekstra y

Coyne, 2007). El otro programa se ha centrado en el estudio de la *especiación* a partir de la disgregación poblacional y la formación de linajes reproductivamente cerrados e independientes. Recientemente, otro programa de investigación originado por la fusión de la biología del desarrollo con la biología evolutiva, se enfoca en la *evolución de los planes corporales* de organismos multicelulares (Carrol, 2008). Sin embargo, estos programas de investigación miran el despliegue zoológico bajo el prisma exclusivo de la descendencia con modificación, sin dejar espacio para indagar hipótesis alternativas. En tal sentido, no deja de sorprender que la genómica comparada señale fehacientemente que han acaecido múltiples eventos de poliploidización asociados a transiciones evolutivas trascendentes, tanto en plantas como animales, y nunca se haga un nexo entre ambos fenómenos. Es decir, se reconoce la existencia de reticulación evolutiva, pero se la ignora flagrantemente en la praxis. Un paradigmático ejemplo de doble estándar.

Entre las más importantes definiciones de *novedades evolutivas,* están las que enfatizan la función, enfocándose en el origen de nuevas capacidades funcionales, vistas como adaptaciones (vuelo, visión, etc.). Así, se propone que la definición sea independiente de las necesidades adaptativas y que promueva la integración de los factores evolutivos que no hayan sido incluidos en la teoría clásica (Peterson y Müller, 2013). Por un lado se enfatiza una definición holística, anclada al concepto de paisaje adaptativo y, por el otro, se subrayan las constricciones del desarrollo y el paisaje epigenético (Hallgrimsson y cols., 2012). Esta definición de novedad se orienta al proceso y destaca las dificultades que aparecen con la aplicación del término y la identificación de las novedades (Brigandt y Love, 2012). En esta línea, se reclama que debe existir una definición clara que permita valorar al objeto de estudio, es decir, la novedad misma. Por lo tanto, el aspecto regulatorio de la novedad debe incluir tanto la evolución de los elementos cis-reguladores como las novedosas interacciones proteína-proteína que se dan entre los factores de transcripción (Wagner y Lynch, 2005).

La otra definición de novedad evolutiva es más bien estructural y enfatiza el origen ontogenético de las nuevas estructuras corporales. Así, es posible definir una novedad como una parte nueva del cuerpo, que no es homóloga a ninguna estructura similar en el linaje ancestral, pero que tampoco es serialmente homóloga con otra parte del mismo organismo (Wagner y Lynch, 2010).

La definición de novedad, usando el concepto de homología, en cambio, es un principio organizativo fundamental de la biología neodarwiniana del desarrollo (Wagner, 2007). En este marco conceptual, la nueva estructura se postula derivada de un ancestro común y forma linajes de descendientes modificados. Esta situación se ejemplifica mediante la historia evolutiva de los

ojos y las extremidades (autópodos) de los tetrápodos. Nótese que en estos casos, la transformación (por drástica que sea) se deriva de algo preexistente y, por lo tanto, no corresponde a la emergencia de una verdadera novedad evolutiva.

Existen dos modos básicos de acercamiento al origen de los caracteres. Uno es por diferenciación de elementos serialmente repetidos. El otro, es *de novo*. La diferenciación sucede cuando una estructura está presente en más de una copia en el linaje ancestral y se transforma en una nueva estructura por modificación e individualización de un subconjunto de estructuras repetidas. Por ejemplo, el origen de las glándulas mamarias se deriva de glándulas ancestrales asociadas con los pelos, que representa la estructura preexistente. Un esbozo primario origina los folículos pilosos mientras los secundarios dan origen a las glándulas mamarias, y los terciarios generan las glándulas sebáceas. Por lo tanto, la glándula mamaria es un nuevo órgano individualizado en los placentados debido a que es evolutivamente y ontogenéticamente diferente de las glándulas pilosas. Como ejemplo de novedades originadas *de novo* tenemos ciertos caracteres esqueléticos de las extremidades de las aves. En tal caso, el alargamiento de la tibia y la reducción de la fíbula han llevado a que se pierda el contacto con la articulación del tarso. A fin de mantener dicho contacto (por reducción de la fíbula), se ha generado un nuevo elemento esquelético, la sindesmosis tibio-fibularis.

Ontogenéticamente, las novedades evolutivas resultan de la ejecución de patrones de expresión génica órgano-específicos. Estos patrones se inician por una combinación de señales que activan un conjunto de factores de transcripción. Dichos factores controlan la expresión génica para que se lleve a cabo el trabajo fisiológico de la célula. Entonces, la activación de genes tejido-específicos otorga a esos tejidos la identidad singular que los diferencia de otros. La clave para la individualidad de esas estructuras corporales sería la red de genes que median entre las señales de iniciación y la expresión de genes órgano-específicos. Resumiendo, el origen de la novedad requiere la evolución *de novo* de una red reguladora que integra las señales en un patrón de expresión génica único para ese órgano. Por lo tanto, el estudio de las novedades evolutivas debe iniciarse, **a)** con la identificación de las señales que percuten la expresión génica rasgo-específica, y **b)** por la identificación de las redes génicas regulatorias, activadas por dichas señales. Con todo, el estudio de las novedades evolutivas se aboca a la comprensión de los cambios moleculares producidos en cada red regulatoria que controla genes órgano-específicos. Estas redes regulatorias a menudo son la modificación de otras vías ancestrales. Por ejemplo la red que genera los ojos alares de las mariposas se asemeja a aquella que determina el límite entre los compartimentos anterio-

res y posteriores de las alas. Pero las redes también pueden ensamblarse *de novo* como lo ilustra el cambio macroevolutivo representado por el origen del caparazón de las tortugas (Rieppel, 2001). En efecto, mientras las costillas de otros animales crecen ventralmente y se unen en el eje medio del cuerpo, en la tortuga la señal generada en un centro único de señalización (la cresta caparazónica) hace divergir el crecimiento de las costillas en forma lateral. Como no se han encontrado los elementos reguladores claves de la cresta, se postula que deben haber aparecido de una red regulatoria totalmente nueva. Es menester destacar que estas modificaciones ontogenéticas no son compatibles con los escenarios de gradualismo ni con las transformaciones ontogenéticas paso a paso propuestas por Davidson (Rieppel, 2001; Wagner y Lynch, 2010). A continuación, veamos novedades evolutivas en las bacterias.

Despliegue evolutivo del mundo bacteriano

Aunque las bacterias se conocen desde 1675, cuando las descubrió Leeuwenhoek, los biólogos han estructurado su visión del mundo en términos de una dicotomía básica, ya sea de plantas y animales o bien de procariontes y eucariontes. Las eubacterias y los urkariotas corresponden aproximadamente a lo que se entiende por un procarionte y un eucarionte. Pero existe un tercer dominio que se reconoció luego del descubrimiento de las bacterias metanogénicas. Se trata de Archaea, un tipo de anaeróbicos cuyo metabolismo singular se basa en la reducción del CO_2 a metano. Debido a su simplicidad morfológica, el mundo microbiano era considerado como simple y sin mayor interés filogenético. La microbiología se desarrolló entonces sin una dimensión evolutiva que definiera y comprendiese los sistemas biológicos microbianos. Pero el desarrollo de las técnicas moleculares permitió descubrir una increíble variedad de arqueas que viven en condiciones que otros organismos no soportan. Las bacterias se han transformado en los verdaderos químicos del planeta y, como veremos a continuación, han dado origen a insospechadas novedades evolutivas.

El Dominio Archaea

Las arqueobacterias representan el tercer dominio de la vida y son primordialmente metanogénicas. Comprenden además a las halófitas extremas, las sulfotermófilas y un grupo de especies termofílicas reducidoras de sulfatos (Woese, 1996). La antigüedad del grupo se estima en 3.000 a 4.000 Ma. Las

metanogénicas son una clase de anaeróbicos relativamente desconocidos, cuyo metabolismo único está basado en la reducción del dióxido de carbono en metano. Son habitantes de las fuentes termales y pueden alterar drásticamente su ambiente. Por ejemplo, las especies de *Sulfolobus* excretan grandes cantidades de ácido sulfúrico y reducen el pH de las chimeneas hidrotermales donde habitan (Woese, 1994).

El fenotipo de los metanogénicos, aunque es a todas luces bacteriano, es altamente distintivo cuando se analiza detalladamente. Sus representantes tienen pared celular pero no contienen peptidoglicano. Este componente protege a las bacterias de la lisis osmótica en ambientes acuáticos y colabora en la mantención de la forma. La bioquímica de formación del metano requiere enzimas únicas y sus ARNr son comparables en tamaño al de las bacterias. Algunos linajes de arqueas contienen genes homólogos a aquellos requeridos para el citoesqueleto y la división celular de los eucariontes. Sus histonas se estructuran en una arquitectura cromatínica similar a las de los eucariontes. Pero los genes del metabolismo energético y sus vías biosintéticas y regulatorias son más parecidas a las de las bacterias.

Una pregunta aun abierta es si el ancestro común de los tres linajes bacterianos iniciales era también un procarionte (Woese y Fox, 1977). El descubrimiento de rasgos propios de los eucariontes en las arqueas ha iniciado nuevos estudios filogenéticos. Los análisis de proteínas universales sugieren que los eucariontes podrían haber evolucionado de un linaje de arqueas, hermano de las Thaum, Aig, Cren y Korarchaeota (TACK; *Figura 13-1).*

El pangenoma bacteriano

Las cepas bacterianas de una misma especie varían considerablemente en contenido génico, de modo que el repertorio genético de una especie dada (su pangenoma) es mucho mayor que el de cada cepa individual (Lapierre y Gogarten, 2009). Esta variación en el contenido de ADN junto con la diferenciación genómico-estructural y los polimorfismos nucleotídicos entre las cepas, confieren a las bacterias un abanico adaptativo de mayor envergadura que lo tradicionalmente aceptado (Mira y cols., 2010).

Al conocerse el genoma de *Escherichia coli*, se observó que diferentes cepas compartían ciertas regiones cromosómicas, mientras otras eran altamente variables. En efecto, entre 20 y 35% de los genes son específicos de cada cepa particular. La parte medular del genoma da cuenta de aproximadamente 40% del acervo génico total de la especie. Las regiones únicas en cada individuo están interrumpidas por múltiples secciones variables (Lapierre y Gogarten, 2009). Consecuentemente, el concepto de especie bacteriana se ha modi-

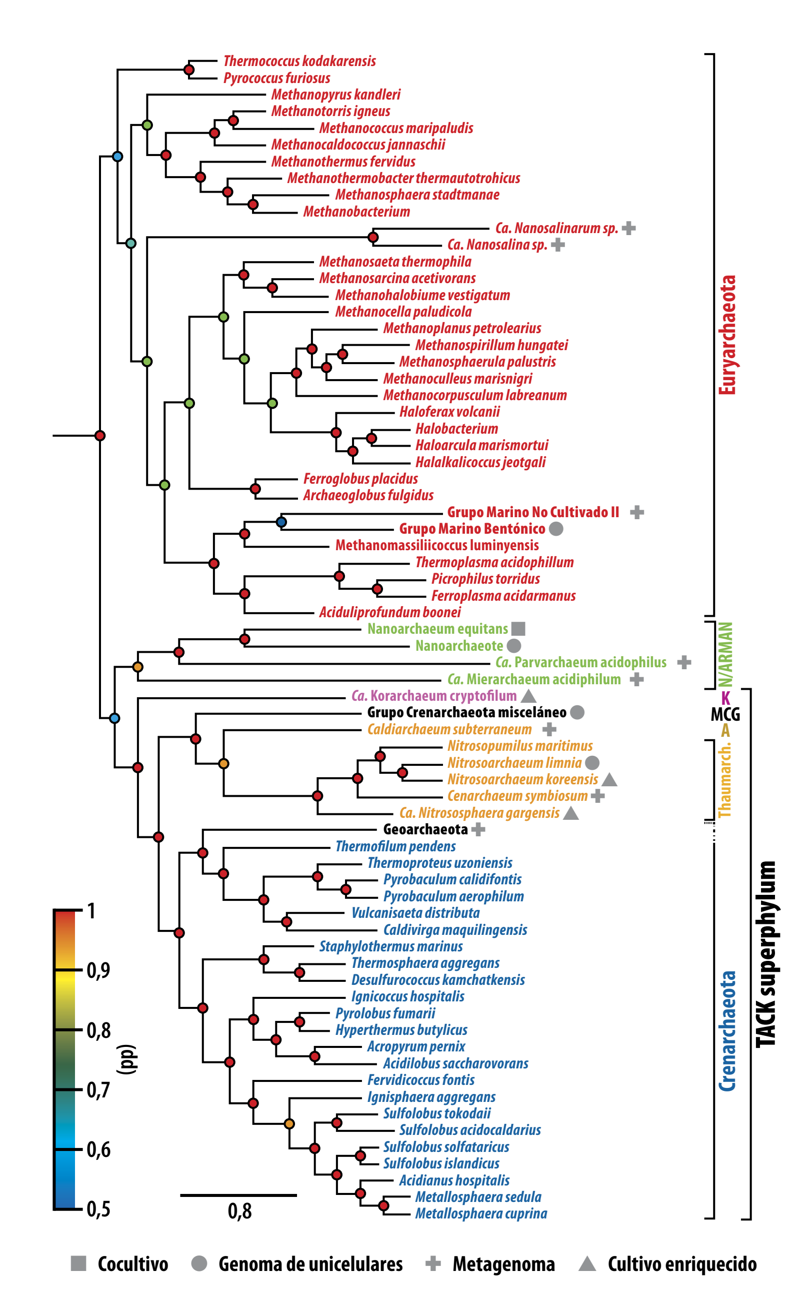


Figura 13-1 Filogenia bayesiana de 80 especies de Archaea

El árbol fue enraizado con las bacterias. Las probabilidades posteriores (pp) son representadas por puntos coloreados en los nodos de acuerdo al esquema de color con que se ilustra el mapa de temperaturas. La escala representa el número de sustituciones por sitio. Las especies se colorean como sigue: rojo, Euriarqueotas; verde, Nanoarqueotas (N) y ARMAN; rosado, Korarqueotas (K); negro, Grupo Crenarqueota Misceláneo (MCG); naranja, Taumarqueotas y Aigarqueotas (A); azul, Crenarqueotas. El método de recolección del ADN, cuando es diferente del cultivo puro, se indica con un símbolo gris junto al nombre del organismo: cuadrado, cocultivo; cruz, metagenoma; círculo, genoma de unicelulares; triángulo, cultivo enriquecido. *(Adaptado de Spang y cols., 2013).*

ficado al extremo de poder analizar formas que jamás se creyó que podrían ser descritas correctamente (Medini y cols., 2005). Hoy se les describe por su pangenoma, incluyendo el genoma medular y el accesorio. La mayoría de los genes del grupo medular están relacionados con funciones básicas de mantenimiento, con la envoltura celular, con roles regulatorios y con el transporte de proteínas de unión. En cambio, la parte accesoria o adaptativa del genoma tiene que ver con mecanismos de defensa y el estilo de vida predominante del organismo. Incluye genes clave para la sobrevivencia en ambientes específicos, a menudo asociados con la virulencia, el serotipo de la cápsula, la adaptación y la resistencia a antibióticos.

Emiliania huxleyi es un cocolitósforo del fitoplancton marino, encargado de la fijación de carbono total. Tiene un pangenoma que aparte de los genes medulares y adaptativos, consta de un complemento atípico de secuencias repetitivas. Su enorme variabilidad genómica y amplio repertorio metabólico se interpreta como el atributo que le ha permitido florecer y distribuirse desde el Ecuador hacia las zonas subantárticas (Read y cols., 2013).

En el orden *Chlamydiales* se han analizado 37 secuencias genómicas que

El sistema CRISPR-Cas y la inmunidad lamarckiana

Para los dominios Bacteria y Archaea, los fagos son una fuerza formidable, responsable de aproximadamente el 50% de su destrucción (Sorek y cols., 2008). Este desafío predatorio es enorme puesto que los fagos sobrepasan en unas 10 veces al número de bacterias, beneficiándose de su enorme variedad genómica y altas tasas de mutación. Una forma común de defensa bacteriana frente a estas amenazas es la eliminación o enmascaramiento de los receptores correspondientes o mediante bloqueo de la inyección del ADN viral. También existen sistemas de infección abortivo que interfieren con la replicación y empaquetamiento del fago, al tiempo que conducen a la muerte del huésped (Karginov y Hannon, 2010).

El sistema CRISPR-Cas es un sistema inmunitario adaptativo de bacterias y arqueas, inicialmente considerado como una familia de elementos repetitivos (Sorek y cols., 2008). Consiste de repeticiones palindrómicas cortas en grupos interespaciados regularmente. Se ha reportado en cerca del 90% de todos los genomas de Archaea conocidos y en la mitad de los genomas bacterianos secuenciados (Norais y cols., 2013). Funciona a través de un mecanismo de reconocimiento que diferencia lo propio de lo ajeno, análogo al mecanismo de los ARNi. El sistema incorpora fragmentos de virus o ADN plasmidial dentro de los cassettes CRISPR repetidos. Emplea los transcritos procesados de esos espaciadores para guiar a los ARN en el clivaje de secuencias afines, pero foráneas (sean de ADN o ARN). En otras palabras, el mecanismo introduce el ADN foráneo dentro del organismo para posteriores respuestas adaptativas (Koonin y Wolf, 2015).

En el orden *Termococcales* (un grupo de arqueas hipertermófilas) es el único sistema conocido dirigido a las moléculas de ADN en un proceso que recuerda al ARNi (Norais y cols., 2013). Recientemente ha aumentado la atención de los microbiólogos clínicos, ecólogos y biólogos evolutivos, hacia este sistema de defensa, debido a sus usos potenciales en la detección y genotipificación de patógenos microbianos, identificación de huéspedes metagenómicos y análisis de genomas virales. La industria se está beneficiando de estas herramientas para realizar estudios de ingeniería genética dirigida a procariotas y eucariotas (Cai y cols., 2013). Una derivación del sistema CRISPR-Cas lo constituye la Reacción Mutagénica en Cadena (MCR), de gran aplicabilidad en distintas áreas de la biología molecular, pues permite generar fácil y rápidamente mutaciones recesivas de pérdida de función (Lau, 2015).

Las proteínas Cas, formadas por numerosas familias altamente divergentes, también están involucradas en este reconocimiento, aunque no son homólogas de las proteínas que se asocian a los ARNi. La mayoría de las proteínas Cas contienen diversas variantes del motivo de reconocimiento del ARN y su dominio de unión está ampliamente distribuido. La presencia de diversas versiones del motivo de reconocimiento origina un escenario que ha permitido la evolución de los tres tipos de sistemas CRISPR-Cas conocidos. Además de las múltiples proteínas implicadas en la respuesta inmune, los genes Cas codifican una variedad de proteínas que son homólogas a las toxinas de los procariotas y generalmente tienen actividad de nucleasas (Koonin y Makarova, 2013). Estos ARN pequeños programan la actividad de un complejo enzimático que reconoce y destruye lo invasivo. Una vez activado el sistema de inmunidad CRISPR-Cas con las toxinas, su estrecha asociación induce inactivación o muerte celular como respuesta adaptativa acoplada funcionalmente. El acoplamiento se manifiesta en la persistencia del estado inducido que genera condiciones para más acciones inmunes efectivas o conducentes a la muerte celular (Koonin y Makarova, 2013). Conceptualmente, muchos aspectos del sistema CRISPR son similares al mecanismo adaptativo de los animales, basado en pequeños ARNpi que protegen las células germinales de los elementos genéticos móviles. Pero a pesar de su similitud superficial, ambos sistemas no comparten ninguna proteína o componente no codificante (Karginov y Hannon, 2010).

Evolutivamente, el sistema inmunitario CRISPR-Cas tiene una importancia biológica doble: inmunidad adaptativa y herencia lamarckiana. En efecto, la capacidad de CRISPR para adquirir resistencia fenotípica y pasarla a su progenie constituye un argumento indiscutible de herencia de caracteres adquiridos. Posiblemente, algunos quisieran ver en este sistema un caso de darwinismo convencional donde la presión ambiental selecciona al más apto. Pero tropezarían con el hecho de que el aumento en la adecuación en estos casos no depende de mutaciones aleatorias sino de la adquisición de información genética desde fuentes ambientales específicas. En síntesis, el rol funcional que CRISPR confiere a las bacterias es muy antiguo, complejo y altamente adaptativo, y ha evolucionado sin intervención de la selección natural.

contienen sobre 2.000 familias proteicas. De estas, 180 son multigénicas, 312 están formadas por 37 miembros que corresponden a los genes medulares y 428 familias poseen genes periféricos. Finalmente, hay 1.125 familias pequeñas que conforman el total de su pangenoma (Psomopoulos y cols., 2012). En cambio, el pangenoma de la espiroqueta *Borrelia burgdorferi* es altamente estable y tiene pocos genes específicos de su linaje. Su adaptación genómica se atribuye a variaciones en el número de copias y en las secuencias génicas que codifican para lipoproteínas (Mongodin y cols., 2013).

Estas exploraciones genómicas comparadas han llevado a concebir el concepto de genoma abierto (o cerrado). Por ejemplo, el genoma del género *Streptococcus* contiene entre 1.697 y 2.376 genes codificantes mientras que su genoma medular contiene alrededor de 600 genes. En cambio el pangenoma de *Streptococcus* probablemente sobrepasa los 6.000 genes codificantes. Especies como esta, en donde las nuevas cepas proveen nuevos genes, se dice que son abiertas. En tal sentido, su pangenoma es teóricamente infinito. En el caso de las especies con genomas cerrados, sus cepas no aumentarían el tamaño pangenómico por adquisición de genes foráneos. Un ejemplo extremo lo representa *Buchnera aphidicola*, cuyo genoma no ha sufrido reordenamientos cromosómicos, duplicaciones ni transferencia horizontal en los últimos 50 millones de años.

Los mecanismos de expansión genómica se centran alrededor de la duplicación del ADN seguido por divergencia de las secuencias. Un segundo mecanismo lo constituye la transferencia lateral de secuencias entre diferentes células bacterianas, a menudo entre especies distintas. La transferencia se puede lograr si el ADN bacterial es empaquetado dentro de la cápside de un bacteriófago y transferido por el virus durante la infección de una nueva célula hospedera. Mediante la transducción, los bacteriófagos se convierten en un vector muy eficiente en el proceso de TGL, especialmente con la virulencia y la invasión celular.

Los acervos génicos bacterianos extremadamente grandes sugieren que gran parte de las novedades evolutivas de los cordados, probablemente se generaron en el mundo microbiano y no durante su radiación reciente *(e. g.*, mamíferos, que tienen solo 25.000 a 35.000 genes). Consecuentemente, ambos grupos tendrían roles completamente distintos en la evolución. Los microbios serían los constructores de nuevos genes y módulos funcionales, mientras que los animales multicelulares complejos evolucionarían captando dichos módulos de estirpe microbiana mediante TGL. Posteriormente, estos módulos se reordenarían en diferentes formas dentro del genoma, o mediante empalme alternativo de sus ARNm (Medini y cols., 2005).

La trascendencia evolutiva del concepto de pangenoma (fundada en la per-

meabilidad genética que se sigue luego de su dinámica de intercambios), es el origen quimérico de la complejidad genómica. La permeabilidad genética es un atributo esencial no solo del mundo microbiano. Se encuentra con nuevos atuendos en los metazoos como lo atestigua la conjugación en *Paramecium*, la hibridización y la alopoliploidización). La proclividad a intercambios de material genético entre linajes o cepas de bacterias o arqueas representa la antesala a la hibridización de linajes animales o vegetales, con el mismo propósito. Así como la transducción sobrepasa los límites taxonómicos al tejerse una red de intercambios genéticos entre bacterias y virus, la hibridización interespecífica y la poliploidización transgreden los límites del aislamiento reproductivo y se crean novedades.

Percepción mayoritaria *(quorum sensing)*

Un requerimiento indiscutible para las acciones concertadas de una población bacteriana radica en la necesidad de que los individuos respondan a otros congéneres que crecen en las cercanías. Por muchos años, las bacterias se han considerado organismos simples, infecciosos y con limitadas capacidades de interacción, comparada con los metazoos. Se argumentaba que la habilidad para interactuar estaba confinada al repertorio metabólico. Una bacteria liberaba un compuesto resultante de su metabolismo que actuaba como sustrato para el desarrollo de otra cepa o especie. Esta podía o no liberar un metabolito que sería usado por una tercera cepa o especie. Este simple mecanismo originaba un consorcio estable, formado por diferentes especies básicamente altruistas, porque la actividad de un organismo colaboraba en el éxito de otra especie (Sánchez-Contreras y cols., 2007).

La TGL también permite que un individuo de un consorcio adquiera genes esenciales que provienen de miembros de otros consorcios. Entonces, para que la selección actúe sobre tales poblaciones microbianas es esencial que exista un mecanismo eficiente de TGL. Este mecanismo a su vez requiere otro, de reconocimiento bacteriano, sobre todo cuando se está en estrecha proximidad como para convertirse en un apareante potencial.

Recientemente se ha demostrado que las bacterias pueden comunicarse de tal modo que la expresión génica de la población total puede ser regulada casi simultáneamente. Este proceso denominado *percepción mayoritaria* es dependiente de la densidad poblacional. También requiere la producción de moléculas señalizadoras que coordinen la expresión génica y difundan entre las células de tal modo que afecten a la población entera. La percepción mayoritaria permite a los individuos de la población microbiana (sean Gram-positivos o Gram-negativos) cooperar mediante una acción en conjunto que os-

tenta algunos de los atributos de los organismos multicelulares.

Otras actividades de percepción mayoritaria en bacterias incluyen la producción de metabolitos secundarios, la motilidad, la simbiosis, la nodulación, la transferencia de plásmidos de conjugación, la maduración de los *biofilms* y la virulencia (Joint y cols., 2007). El proceso también contribuye a la adaptación ambiental mediante la elaboración de determinantes para la virulencia en especies patógenas. La evidencia apoya fuertemente el rol de la percepción mayoritaria en las enfermedades ya que la virulencia se reduce drásticamente en los mutantes bacterianos patógenos, que no la poseen. En el caso de *Agrobacterium tumefaciens*, que induce la formación de agallas en las heridas del hospedero, la bacteria se beneficia debido a que los tejidos infectados producen nuevos nutrientes (opinas), que a su vez sirven de nutrientes a las bacterias colonizadoras. Prácticamente todos los genes requeridos para la virulencia, ingesta y utilización de opinas son transportados por plásmidos. Como consecuencia, la planta infectada libera las opinas y la patogenicidad del plásmido se transfiere hacia otras agrobacterias relacionadas pero no patógenas. De esta manera, los genes de patogenicidad pueden transferirse horizontalmente en forma rápida, sin necesidad de que todos los individuos de la población mantengan el carácter (White y Winans, 2007). Del mismo modo, la percepción mayoritaria controla a los plásmidos de *Rhizobium spp*., requeridos para mantener la simbiosis que origina nódulos en las leguminosas.

La reconstrucción de los estados ancestrales del Phylum Proteobacteria ha indicado que la diversificación evolutiva de los fenotipos mutualistas ha tenido entre 34 y 39 orígenes independientes. El mutualismo es a menudo derivado de formas parásitas que, a partir de ancestros de vida libre, exhiben una tasa negativa de diversificación neta (estimada a partir de la tasa de especiación menos la de extinción). Este hallazgo sugiere que el mutualismo habría evolucionado primariamente mediante transiciones desde otros estados, en vez de hacerlo por diversificación de los taxa mutualistas. Consecuentemente, la conservación evolutiva observada se opone al dogma de la selección de mutantes que explotan o abandonan lentamente a sus huéspedes eucariontes (Sachs y cols., 2013).

Se estima que entre 5 y 25% de los genes de los genomas secuenciados hasta ahora, son regulados por percepción mayoritaria, fenómeno que a su vez depende de la síntesis de pequeñas moléculas difusoras que aumentan su concentración a medida que aumenta la densidad poblacional bacteriana. En su mayoría, los sistemas de transferencia génica son regulados por los sistemas de percepción mayoritaria y es factible que el fenómeno y su regulación traspasen el límite bacteriano hacia los eucariontes.

El origen de la multicelularidad

Se acepta que la multicelularidad simple habría evolucionado varias veces dentro de Eukarya. No obstante, los organismos con multicelularidad compleja pertenecerían solo a seis clados: animales, plantas terrestres embriofíticas, algas rojas floridofitas, algas pardas laminariadas, hongos basidiomicetes y ascomicetes. La genómica actual sugiere que la multicelularidad compleja se inició a partir de genes existentes que cooptaron por adhesión celular. Pero también se necesitaron moléculas señalizadoras y canales moleculares para facilitar la transferencia de nutrientes entre las células (Knoll, 2011). Esta diferenciación de células y tejidos permitió el transporte de oxígeno y nutrientes, además de señales moleculares para enfrentar las limitaciones físicas de la difusión y para enfrentarse a los predadores protistas. Actualmente, los organismos multicelulares complejos no solo mantienen la adhesión intercelular sino también la comunicación y la diferenciación mediada por redes regulatorias.

El genoma del alga verde *Volvox carteri* ha entregado algunas ideas sobre cómo pudo haber evolucionado la multicelularidad, aunque la transición desde la unicelularidad aun permanece poco clara. *Volvox* tiene dos tipos de células: alrededor de 2000 pequeñas células somáticas biflageladas, incrustadas en una matriz extracelular rica en glicoproteínas. Además tiene 16 grandes células reproductivas (gonidias), dispuestas debajo de la capa monocelular somática. Sin embargo, carece de ciertos factores de transcripción y señalizadores moleculares que son claves en la multicelularidad de los eucariontes (Prochnik y cols., 2010). Contrastando con lo anterior, los genomas de los

musgos y angiospermas codifican tres o cuatro veces más dominios proteicos que *Volvox*.

La multicelularidad simple existe en las cianobacterias en la forma de filamentos conteniendo cientos de células, algunas de las cuales se diferencian en distintos tipos celulares. Algunas myxobacterias también se unen y forman cuerpos fructíferos macroscópicos con células diferenciadas. La multicelularidad simple habría evolucionado varias veces dentro del linaje de las clorófitas y su complejidad creciente guarda mucha similitud con los avances que desembocaron en la multicelularidad animal (moléculas señalizadoras, genes homeóticos que codifican para factores de transcripción, y micro ARNs). La multicelularidad compleja se observa en los eucariontes. Ellos tienen una dinámica citoesquelética compleja y un sistema de membranas que gobierna el diseño morfológico de las células. Consecuentemente, los eucariontes pueden cambiar su forma o fisiología en respuesta a señales moleculares que permiten procesos tales como la fagocitosis, el desplazamiento ameboídeo y la diferenciación celular permanente. Los protistas pueden realizar muerte celular programada o inducir la formación de esporas en respuesta al estrés ambiental.

Todos los complejos multicelulares requieren factores de adhesión y comunicación, y del desarrollo. Los receptores de transmembrana son encargados de la señalización con el ambiente a través de poros microscópicos que facilitan la comunicación eléctrica, metabólica, y de señalización con especificidad espacial. En las plantas, estos conectores ultraestructurales corresponden a los plasmodesmata y los canales proteináceos permiten el transporte de iones y moléculas a través de la membrana celular.

En los coanoflagelados se ha identificado una gran variedad de tirosin-kinasas, componentes claves para la señalización intercelular. En las plantas terrestres, en cambio, la transición a la multicelularidad está marcada por la conquista de la tierra y la generación de un esporofito diploide que complica su comparación con los primeros animales. Las filogenias moleculares de las primeras algas verdes señalan que se diversificaron como organismos unicelulares flagelados. En síntesis, no hay una clara demarcación entre la multicelularidad simple y la compleja. La comparación entre plantas y animales sugiere una trayectoria común que ambos grupos debieron enfrentar para la difusión de señales y nutrientes. Finalmente, aceptando que las estimaciones moleculares posicionan el origen de los animales (entre los 750 y los 800 Ma) la vida tardó aproximadamente entre 280 a 340 Ma para pasar del grado de esponja hacia el grado de metazoarios, con faunas marinas cuyas clases corresponden a muchos de los grupos corona de la actualidad (Knoll, 2010).

Multicelularidad naciente: las esponjas

La adición progresiva y elaboración de las capas celulares está ampliamente aceptada como mecanismo que facilitó la complejidad orgánica de los metazoos. Se estima que los primeros animales habrían sido poco más que una esfera de células epiteliales del tipo *Volvox.* Una segunda capa interna se supone que originó la así llamada *Gastraea,* un organismo hipotético propuesto por Haeckel en 1866, siguiendo su teoría de la recapitulación. Se supone que la gastrulación deriva de este organismo hipotético que habría sido una suerte de saco de doble pared (ectodermo y endodermo). La capa intermedia, el mesodermo, se supone que evolucionó más tardíamente. Esta adición progresiva se nota en las primeras divisiones filogenéticas, con las esponjas y los placozoos que tienen dos o ninguna capa germinal, mientras que los Cnidaria y los ctenóforos tendrían dos o posiblemente tres capas.

Los bilaterados se caracterizan por tener tres y posiblemente cuatro capas celulares. Sin embargo, no hay consenso sobre la homología entre las capas germinales de las esponjas y las de los eumetazoos. En efecto, *las capas celulares establecidas en la embriogénesis no guardan relación con aquellas del juvenil, evidenciando una paradoja ontogenética imposible de explicar bajo los estándares clásicos.* Para la generación de dos o más capas germinales es necesario realizar gastrulación y aun se discute si las esponjas llevan a cabo este proceso (Nakanishi y cols., 2014). Durante su embriogénesis, las esponjas realizan movimientos morfogenéticos polimórficos, similares a los de la gastrulación. Estos patrones pueden ser de ingresión multipolar y/o invaginación; un tipo de gastrulación se ha asociado también a la metamorfosis de las esponjas.

Las esponjas son animales simples, compuestos por cuatro Clases que comparten la misma organización corporal. Como juveniles y adultos son sésiles, trilaminados y carecen de nervios y músculos verdaderos. Por eso se les clasifica como Parazoa, un grado de complejidad organísmica menor que el de los Eumetazoa *(i.e.,* Cnidaria, Ctenophora y Bilateria). Las esponjas poseen un sistema de canales internos y cámaras con coanocitos ciliados, cubiertos por células epiteliales y separados del ambiente externo por otra capa epitelial, el exopinacodermo. Es notable que la capa interior de los coanocitos sea capaz de transdiferenciarse en células epiteliales externas, lo que señala la falta de determinación o laxitud del destino celular. Pero las peculiaridades de Porifera continúan porque a pesar de la aparente estabilidad celular, el factor de transcripción GATA (altamente conservado), sugiere una ancestría compartida con el endomesodermo de los eumetazoos. Los genes GATA también están presentes en otros linajes basales como los placozoos y los cteno-

foros. La mayoría de estos genes ha mantenido sus roles iniciales en la gastrulación y en la determinación de las capas germinales que evolucionaron después de la divergencia entre esponjas y eumetazoos. La secuenciación del genoma de la demosponja *Amphimedon queenslandica* ha corroborado esta distinción.

Las características mencionadas sugieren que el ancestro común entre esponjas y eumetazoos habría existido hace alrededor de 800 Ma. Habrían sido organismos de reproducción sexual con dos capas celulares que se perdieron en las demoesponjas, y que habrían evolucionado después de la separación entre estos linajes y los eumetazoos. También se supone que el ancestro habría tenido la capacidad de percibir, responder al ambiente y explotar los recursos mientras mantenía la homeostasis multicelular (Srivastava y cols., 2010).

La secuenciación del genoma de *Amphimedon queenslandica* ha permitido indagar en los mecanismos evolutivos que coordinan la división celular, el crecimiento, la especialización, la adhesión intercelular y la muerte de los animales multicelulares, a partir de sus ancestros unicelulares. La disfunción de estos mecanismos puede llevar a la formación de cáncer y desórdenes autoinmunes derivados de la disrupción de los procesos de reconocimiento celular (Srivastava y cols., 2010). Las esponjas corresponden al más antiguo de los linajes de metazoos y comparten con estos una amplia batería de genes de adhesión, señalización, y factores de transcripción importantes para determinar los patrones del plan corporal. Sin embargo, carecen de ciertos genes que están conservados y que se comparten con otros animales. Por ejemplo, el 75% de los 1286 genes de familias génicas específicas del linaje de los metazoos habría aparecido por duplicación génica. Entre ellos, mencionamos el homeodominio *hélix asa hélix* y nuevas combinaciones de dominios. Además, la secuenciación ha permitido indagar en el origen de la multicelularidad de los metazoos. Esto es, **1)** la regulación del ciclo celular y del crecimiento, **2)** la muerte celular programada, **3)** la comunicación intercelular y entre células y la matriz, **4)** el desarrollo y la regulación génica de las vías de señalización, **5)** el alorreconocimiento como mecanismo de inmunidad innata y, **6)** la especialización celular.

Es notable que los linajes de los eumetazoos hayan generado tal diversidad de formas corporales, mientras el plan de las esponjas se ha mantenido estable. Las esponjas difieren de los eumetazoos por contener menos agrupaciones de micro ARN, menos factores de transcripción y una limitada expansión diferencial de familias génicas. En los bilaterios, estos elementos, mucho más integrados y complejizados mediante redes regulatorias, serían los responsables de su sofisticada embriogénesis (Larroux y cols., 2008). Pero aparte de

estas inferencias y especulaciones, no hay mayor comprensión del fenómeno. Advierta el lector el grado de especulación sobre estos temas, porque a pesar de los espectaculares avances genómicos, aun se utilizan las ideas ontogenéticas propuestas por Haeckel hace 150 años.

Origen de los sistemas neurales: los ctenóforos

El origen del sistema neural aun permanece nebuloso. La secuenciación del genoma de los ctenóforos ha dado ciertas luces, ya que tienen un complejo sistema nervioso y también un sistema muscular derivado del mesoderma. En el genoma y el transcriptoma de *Pleurobrachia brachei* y de otros ctenóforos, no existen los genes específicos de los bilaterios, que controlen el desarrollo miogénico y del mesodermo. Esto indica que los músculos y posiblemente el mesodermo de los ctenóforos evolucionaron independientemente del control del hidroesqueleto, la forma del cuerpo y la captura del alimento. Así, los ctenóforos desarrollaron independientemente un fenotipo complejo y una organización tisular que incluye peines, tentáculos, órganos aborales y sistemas nerviosos.

El transcriptoma de los ctenóforos es altamente diferente del resto de los animales en cuanto al contenido de genes neurogénicos, de inmunidad y del desarrollo (Moroz y cols. 2014). La hipótesis de que los Ctenóforos representan el primer linaje de metazoos tiene apoyo en el análisis comparado de múltiples familias génicas, en la aparente ausencia de genes de la maquinaria de micro ARNs, y en su reducido complemento inmunológico. Otra peculiaridad apareció en el descubrimiento de dos sistemas nerviosos independientes, aunque no presentan genes específicos que codifiquen para las neuronas o para las vías neurotransmisoras, como ocurre en muchos animales bilaterados. El primero de estos sistemas nerviosos es de naturaleza peptídica, aunque no se han identificado homólogos neuropéptidos en otros grupos. Muchos precursores de estos genes se expresan en células polarizadas cercanas a la boca, en los tentáculos y en los campos polares, sugiriendo un rol en la señalización molecular. Un segundo tipo de receptores candidatos neuropeptídicos está relacionado con los canales de sodio sensitivos a la amilorida, regulados por diferentes clases de péptidos pequeños.

El análisis filogenético de las innovaciones moleculares claves para la organización neural de los ctenóforos señala que las esponjas y los placozoos nunca habrían desarrollado sistemas neurales, aunque lograron una organización tisular de compleja plasticidad fenotípica. Alternativamente, otro escenario que impone monofilia, es menos parsimonioso. Requiere que el ancestro común de todos los metazoos haya poseído un sistema nervioso con

transiciones cuya organización molecular hubiese sido compleja, que incluyera los típicos elementos de los Cnidaria/Bilateria. Esta hipótesis implica que los Ctenóforos, a pesar de ser predadores activos, habrían experimentado una pérdida masiva de las herramientas neuronales y de señalización, que posteriormente fueron reemplazadas por nuevas moléculas y receptores de señales neurogénicas. Cualquiera de estas hipótesis apunta a que se habría producido una enorme evolución convergente/paralela entre los sistemas neurales de los Ctenóforos y el clado Bilateria+Cnidaria (Ryan, 2014). Convengamos en que el paralelismo y la convergencia nos señalan que el origen y relaciones dentro de los Cnidaria son escasamente comprendidas. Podría especularse que los dos sistemas neurales derivan de sendos programas del desarrollo.

Origen de los cnidocitos de Cnidaria

La extremada plasticidad en la morfología y ciclos vitales de Cnidaria se basa en los genomas de *Hydra magnipapillata* y *Nematostella vectensis*, secuenciados completamente. Estos genomas difieren en tamaño, composición de bases, contenido de elementos transponibles y conservación génica. *Nematostella* es un antozoo marino que carece del estadio de medusa, mientras *Hydra* es un hidrozoo de agua dulce que carece de larva plánula y del estadio de medusa. El genoma de *Hydra* duplica el de *Nematostella* y tiene mayor cantidad de ADN repetitivo. Sin embargo, ambos genomas metilan las citosinas.

Muchos de los genes que codifican para minicolágenos (que forman los componentes estructurales de la cápsula de los nematocistos) no tienen homólogos en ningún phyla de metazoos, debido a las originales combinaciones de dominios proteicos. Curiosamente, los genes que codifican para la nematogalectina, una proteína de los nematocistos, están presente solo en una copia en los antozoos. En cambio, en los hidrozoos existen dos copias, una de las cuales forma una estructura nueva, solo presente en sus nematocistos. Consistente con lo anterior, existen dos genes que codifican para las proteínas filamentosas que forman el filamento central del cnidocilio. Sin embargo, y para sorpresa de los biólogos, los genes para estas proteínas tampoco existen en los antozoos. Otra familia de péptidos (los epiteliopéptidos) se expresan en la cabeza y están implicados en la morfogénesis de los tentáculos de los hidrozoos. Sorprendentemente esta familia de péptidos no se encuentra en *Nematostella*. Pero eso no es todo, pues mientras *Hydra* tiene 17 genes para las innexinas, *Nematostella* solo tiene uno. Este hallazgo indica que la organización del sistema nervioso difiere fundamentalmente entre ambos grupos dentro de un mismo phylum.

El genoma de *Hydra* ha permitido identificar al menos 71 genes que se habrían heredado por transferencia lateral. Además, las hidras tienen tres genes que carecen de intrones y que no se encuentran en ningún otro metazoo secuenciado a la fecha. Estos genes, también presentes en las bacterias Gram-negativas, actúan como precursores para formar liposacáridos (Steele y cols., 2011).

Así, se concluye que el genoma de Cnidaria es mucho más plástico y enigmático que lo que se suponía, ya que la dinámica de los genes que participan en la función de los nematocistos aun no se comprende. Intriga además que, en la descripción de los genomas secuenciados, no se mencionen las ideas sobre su origen simbiogénico. Aparentemente, la evolución animal se diagrama como un ordenado desfile hacia la adquisición progresiva de rasgos complejos. No obstante, las filogenias moleculares muestran repetidas ganancias y pérdidas de genes en la evolución animal temprana (Dunn y cols., 2015). Por ejemplo, la evolución del mesodermo es un tema de discusión, y en muchos casos los grupos son definidos por sus carencias más que por sus atributos únicos. Los *Ctenophora* tienen una mesoglea celular única; *Porifera* tiene un *mesohylo* y los placozoos tienen células fibrosas sin una matriz extracelular de colágeno. Sin embargo, todos estos animales son considerados diploblásticos. Igualmente, bajo el alero *protostomios* se agrupan organismos con diferentes modos de gastrulación, cuyas relaciones son materia de controversia. La evolución del sistema nervioso también está siendo revisada, pues exhibe altos niveles de homoplastía. La interpretación más fácil y antojadiza para el origen del sistema nervioso es que se trata de un rasgo peculiar que ha aparecido y se ha perdido muchas veces, en distintos linajes. Es decir, el rasgo (el *territorio)* ha tenido una historia evolutiva paradójica porque se presume tercamente que la doctrina de divergencia con modificación, el *mapa,* no podría estar equivocado.

Origen de los Eucariontes

La eucariogénesis es una de las transiciones más importantes de la historia de la vida, pero aun queda mucho por entender. Generalmente, se cree que esta transición fue altamente improbable, aunque esta retórica carece de evidencias rigurosas (Booth y Doolittle, 2015). Una segunda visión sostiene que los eucariontes aparecieron solamente una vez. De ello se deriva la existencia de un único ancestro común a partir de cual descenderían todos los organismos vivos contemporáneos. Pero otros linajes con rasgos similares, que hubiesen aparecido independientemente, se supone que se extinguieron sin dejar rastros. Este supuesto ancestro habría sido una sola célula obliga-

toriamente asexuada, aunque la genómica comparada encuentra más apropiado hablar de una suerte de especie sexuada. Datos recientes indican que el ancestro común de los eucariontes era mucho más complejo que lo que se pregonaba. Habría tenido una maquinaria genética que codificaba para el aparato de endomembrana, para los espliceosomas, los poros nucleares y los motores citoesqueléticos de miosina y kinesina. Pero no existe una visión acabada de cómo evolucionó la regulación de estos componentes, porque los códigos epigenéticos sobrepasan al modelo estándar. No obstante, el origen y la evolución del sistema de señalización mediante ubiquitinas antecede al origen de los eucariontes. Así, las innovaciones mencionadas señalan que el ancestro común de los eucariontes poseía una regulación post-traduccional muy compleja (Grau-Bové y cols., 2014).

Los datos filogenómicos y la genómica comparada apoyan la afiliación filogenética entre los eucariontes y las arqueas del Superphylum TACK (Thaumarchaeota, Aigarchaeota, Crenarchaeota, Korarchaeota). Por ejemplo, albergan ARN polimerasas dependientes del ADN que guardan más similitud con aquellas presentes en los eucariontes. También contienen maquinarias que procesan información (replicación, transcripción y traducción) al estilo de los eucariontes. Además ostentan una arquitectura cromatínica e histonas similares a la de los eucariontes. Poseen elementos homólogos para la división celular y genes para el citoesqueleto (Spang y cols., 2013). Pero no solamente comparten macromoléculas sino también fusión celular previa al intercambio de ADN, con formación de híbridos interespecíficos (Naor y Gophna, 2013). En las arqueas halofíticas *(e.g. Halobacterium spp.*) también se han reportado eventos de poliploidía que originan una amplia variación en el número de copias genómicas, reguladas según la fase del crecimiento (Breuert y cols., 2006).

El origen quimérico de los eucariontes ya no es el tabú de hace 10 años. Se explica actualmente mediante fusión celular en la raíz de la diversificación evolutiva e involucra un componente arquea y uno o más componentes bacterianos. Esta hipótesis fue previamente propulsada por Carl Woese, aunque proponía que el origen de los eucariontes y de las mitocondrias habían sido dos eventos evolutivos independientes. Actualmente, cierta información indirecta apunta a la co-ocurrencia de ambos eventos (Guy y cols., 2014). Inicialmente, se creía que el quimerismo se había desarrollado a partir de la fagocitosis. Pero el descubrimiento de que la β-proteobacteria *Tremblaya*, un endosimbionte de las cochinillas, alberga al endosimbionte ϒ-proteobacteria *Moranella,* cambió el panorama. Efectivamente, la absoluta dependencia de *Tremblaya* para complementar muchos de sus genes perdidos (solo retiene 120) señala que la eucariogénesis no deriva de la fagocitosis. Las bacterias

pueden adquirir otras como endosimbiontes, sin haber desarrollado previamente la fagotrofía que se aprecia en los eucariontes.

Según Margulis, el origen de la condición eucarionte requiere una perspectiva comunitaria e insistió en que la comprensión de los procesos evolutivos debía revisarse totalmente, abandonando muchas ideas neodarwinianas tradicionales. Entre ellas, le preocupaba el asunto de la individualidad como un nicho cerrado que sirve muy bien a la genética poblacional y al cladismo, pero no a la ciencia. No obstante, esa definición de individuo no refleja la naturaleza de la vida, con independencia de la aceptación de sus ideas.

La fusión de dos unidades taxonómicamente distintas es una característica incontrovertible de la eucariogénesis *(Figura 13-2)*. La célula eucarionte es híbrida y las partes de la nueva entidad deben retener alguna independencia

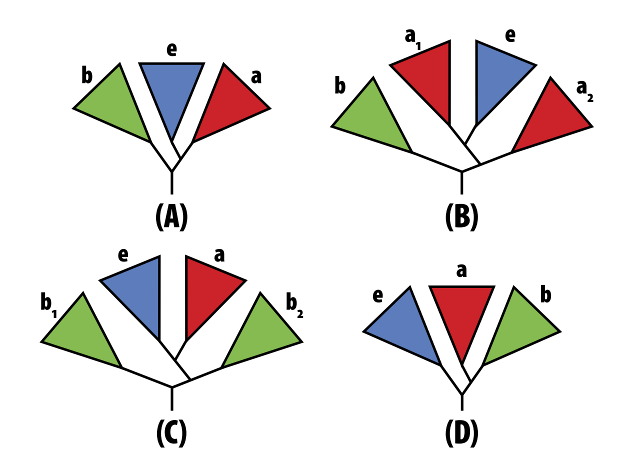


Figura 13-2 Panorama general de las teorías acerca del origen del linaje nuclear eucarionte

a= archaea, **b**= bacteria, **e**=eukarya

A) Visión clásica de Woese mostrando los tres dominios de la vida. Aquí, el linaje nuclear habría evolucionado verticalmente desde el ancestro común arquea-eucarionte. **B) El árbol fusionado** en donde el linaje nuclear se habría originado por fusión con su apareante arquea. Dependiendo del modelo de fusión, el linaje parental de las arquea **(a_1)** pudo haber sido parte de los euriarqueotas, mediante sintrofía, por la hipótesis del hidrógeno o por la sintrofía alternativa u otras; **a_2** representa a todas las arqueas que no están directamente afiliadas con **a_1**. **C) Hipótesis neomurana,** donde los linajes eucariontes y de las arqueas (referidas en conjunto como *neomuranos),* habrían evolucionado verticalmente desde un ancestro compartido con las actinobacterias **(b_2)** debido a la pérdida del tipo celular bacteriano; **b_1** representa las bacterias no afiliadas directamente con **b_2**. **D) Eucariontes iniciales.** Árbol donde los eucariontes son el grupo basal; sugiere que el ultimo ancestro universal era más eucarionte que bacteriano.

con respecto a su habilidad reproductiva. Además, la interdependencia de las partes debe enfatizarse como un umbral que debe cruzarse para que evolucione un nuevo tipo de individuo. Pero ¿cómo se produjeron estos eventos? Aun es materia de debate, pero el resultado no lo es. Así, la eucariogénesis fue una transición mayor en el sentido de que, tanto las mitocondrias como las células huéspedes pueden replicarse solo como parte de un todo más inclusivo.

La endosimbiosis intracelular se puede encontrar en todos los niveles de la jerarquía biológica. Las bacterias a menudo se asocian con insectos en una simbiosis mutualista, aunque también puede incluir simbiontes dentro del tejido del huésped. Pero sin duda que los eucariontes evolucionaron, en *tempo* y *modo,* de forma diferente que las bacterias. Muchos biólogos piensan que los eucariontes son evolutivamente superiores a las bacterias. Estas ideas dejan ver a la eucariogénesis como si fuese una narrativa metacientífica derivada del sesgo de la complejidad, de los organismos y los genomas (Booth y Doolittle, 2015). Pero el triunfo de los eucariontes no elimina la hipótesis nula sobre el origen azaroso y no dirigido del fenómeno.

La visión quimérica basada en análisis filogenéticos también ha sido cuestionada. Al respecto se sugiere que ciertos eventos selectivos, operando en los tres dominios, pero en diferentes lugares de la virosfera ancestral, habrían sido fundamentales para dar forma a sus respectivas filogenias. Así, se supone que Eukarya habría evolucionado hacia la complejidad con la ayuda de retrovirus y virus con ADN muy grandes. Invocando presiones selectivas similares, se podría explicar por qué los mobilomas de las arqueas y las bacterias son tan parecidos (Forterre, 2013).

La irrupción vírica y el descubrimiento de los Lokiarchaeotas, un nuevo phylum de arqueas, ha vuelto a enfatizar el origen quimérico de la eucariogénesis. Estas arqueobacterias forman un grupo monofilético con los eucariontes. Sus genomas codifican un extenso repertorio de rúbricas proteicas altamente sugerentes de sus sofisticadas capacidades de remodelamiento de la membrana. Además, le descubrieron muchos nuevos componentes específicos de los eucariontes. Este nuevo grupo viene a llenar el vacío filogenético sobre el ancestro común entre arqueas y eucariontes. Todo indica que los problemas se derivaban en gran medida del escaso muestreo de la diversidad existente en las arqueas. En resumen, el repertorio de elementos iniciales de los ancestros Archaea implica la existencia de un silabario genómico complejo, que permitió aumentar aun más dicho atributo a nivel celular y genómico (Spang y cols., 2015). Evidentemente, la explicación quimérica para el origen de los eucariontes es más parsimoniosa que por selección. No obstante, los nuevos debates se centran alrededor de la importancia de la endosimbiosis

comparada con la TGL que representa el flujo génico a través del árbol de la vida (Williams y Embley, 2015).

Origen del núcleo

Esta importante transición evolutiva no ha recibido la debida atención ni suficiente comprensión, aunque se trata nada menos que del organelo que define al grado eucarionte. En un nuevo giro de la teoría endosimbiótica, Margulis y cols. (2000) proponen que el núcleo tendría un origen quimérico mediante la unión sintrófica entre una arqueobacteria y una eubacteria. La arqueobacteria termoacidófila habría sido similar a los Thermoplasma actuales. Habría generado hidrógeno sulfurado para proteger a la eubacteria, un nadador heterótrofo comparable a las espiroquetas *Hollandina* que oxidan el sulfuro hacia sulfato. El esquema supone que las presiones de selección para impulsar la natación y evitar el oxígeno, habrían conducido a un análogo del actual consorcio bacteriano cosmopolita *Thiodendron latens*. Mediante la integración de estos dos tipos de bacterias, se habría formado una quimera heterótrofa, sin mitocondrias. Estos primeros protistas formados por recombinación del ADN habrían creado el núcleo como un componente intercelular complejo (el cariomastigonte) que habría asegurado la continuidad de los simbiontes iniciales. El sistema de organelos del cariomastigonte que es común en los protistas (con y sin mitocondrias), habría consistido de un núcleo sencillo, un simple cinetocoro y sus proteínas conectoras. El cariomastigonte habría sido el predecesor de lo que posteriormente sería la mitosis. Habría estado asociado con uno o más cuerpos basales y flagelos, con conectores nucleares y el aparato reticular de Golgi (Chapman y Alliegro, 2012). El cariomastigonte no habría estado unido al núcleo y su separación se habría producido en las arqueamebas, calonimfidos, algas verdes clorófitas, foraminíferos y ciliados. Se argumenta que este modelo puede ser probado en los taxa intervinientes por comparación de las secuencias de los dominios funcionales de sus proteínas móviles (Margulis y cols., 2000). El modelo también necesita explicar las estructuras microtubulares del citoesqueleto, incluyendo el huso mitótico, los flagelos y otras estructuras que subyacen a la disposición 9(2)+2 del axonema.

Los análisis filogenético-moleculares de los primeros eucariontes muestran que existe un sistema citoesquelético en el cariomastigonte y sugieren que estas células se habrían dividido a través de un huso extranuclear y una membrana nuclear persistente. También sugiere que la asociación entre el axonema centríolo/cinetocoro (denominado *undulipodium*) y el núcleo habría existido desde el inicio de la eucariogénesis (Dolan y cols., 2002). Posteriormente, una visión más holística propone que el cariomastigonte no solo

era un sistema de organelos, sino un estado arcaico de la célula eucarionte (Chapman y Alliegro, 2012). Aparte de las ideas desarrolladas por Margulis y cols., no hay mayor avance en la comprensión del tema, debido principalmente a falta de continuidad en las investigaciones moleculares. Los intentos de explicación usando argumentación darwiniana no son convincentes pues se reducen a narrativas especulativas.

Acerca del origen de las plantas

El reino Plantae (= Embryophyta) incluye fotoautótrofos multicelulares con pared celular de celulosa. Los grupos existentes incluyen: **a)** briofitos no vasculares, predominantemente haploides, que carecen de traqueidas lignificadas; **b)** plantas vasculares sin semillas, fundamentalmente diploides, tales como los helechos y los licofitos; **c)** plantas vasculares con semillas, tales como las gimnospermas y las angiospermas, predominantemente diploides (Gensel, 2008).

La vida animal en la tierra no habría sido posible sin la evolución de las plantas y sin su transición hacia la tierra firme. El origen y la evolución de las plantas terrestres se inicia monofiléticamente en el Paleozoico medio, entre los 450 y 500 Ma atrás. Durante el Silúrico o el Ordovícico tardío (470 Ma) un linaje de algas verdes carofitas realizó una transición evolutiva que les permitió permanecer hidratadas y reproducirse mientras estaban en contacto directo con la atmósfera y eventualmente con acceso al agua subterránea. En este proceso habrían tenido acceso al CO_2 atmosférico y a la luz solar. Probablemente no fueron los primeros organismos fotosintéticos en ocupar la tierra, pero su radiación ocupa ahora todos los ambientes terrestres (Delwiche y Cooper, 2015).

Los ancestros de agua dulce más cercanos a los embriofitos son las algas verdes *Charophyceae*, que poseen varios atributos biosintéticos que se expresan en toda su dimensión en las plantas terrestres. Entre ellos podemos mencionar los compuestos fenólicos y la vía de la glicolato oxidasa. La ausencia de esporofitos bien desarrollados y de cutícula sugiere que estos órganos evolucionaron durante la transición a la tierra. La microalga *Mesostiga* se considera como la Charophycea divergente inicial (Graham y cols., 2000). No obstante, aun se debate cuál grupo de algas está más estrechamente relacionado con las plantas terrestres (Zhong y cols., 2015). Los análisis filogenómicos indican que el taxón hermano de las plantas terrestres son los *Zygnematophyceae,* un grupo de organismos unicelulares filamentosos, no ramificados. Existen tres linajes de algas con plastidios incorporados directamente en la construcción de las células eucariontes: los glaucocistofitos, las algas rojas y

las algas verdes (Delwiche y Cooper, 2015)

Contrastando con los grupos animales, la fase diploide multicelular de la vida vegetal probablemente evolucionó en un ambiente terrestre. Otras innovaciones incluyen la biosíntesis de lignina y el origen de los meristemas laterales (*cambium*) que permitieron el aumento sustancial del tamaño. Se supone que desde el Proterozoico tardío, las primeras plantas terrestres compartieron ecosistemas que habrían sido ocupados por bacterias, protistas, algas, líquenes y musgos (Kenrick y Crane, 1997). Su diversificación ha estado acompañada de múltiples innovaciones, como la aparición de una fase de vida de dos ciclos y de un complejo sistema de tejidos y órganos especializados. Los órganos sexuales (gametangios) de las plantas habrían surgido en asociación con un mecanismo de transporte de fluidos muy intrincado.

A fines del Devónico surgen los tejidos estructurales tales como la madera, las estructuras epidérmicas para el intercambio gaseoso (estomas), hojas, raíces y diversos órganos que alojan a las esporas y semillas. También debemos mencionar la pared celular de celulosa, el fragmoplasto citocinético, los plasmodesmas, los meristemas apicales, la proliferación celular apical que origina la ramificación, los tejidos tridimensionales, la división celular asimétrica, la capacidad de especialización celular, la retención del cigoto y la placenta. Las plantas a menudo se describen por su construcción modular, que permite flexibilidad en la producción de los órganos en respuesta a las condiciones ambientales. La floración anual, que genéticamente es la formación de órganos reproductivos, es un ejemplo paradigmático. Las plantas difieren de los animales porque su historia de vida sexuada involucra la alternancia de dos cuerpos multicelulares (esporófito y gametófito) que pueden tomar vías evolutivas diferentes.

La pared celular tiene funciones morfofisiológicas esenciales y pudiera ser homóloga a la de otras algas verdes. Aparentemente, las paredes de celulosa, entre los protistas, evolucionaron muchas veces a partir de bacterias endosimbióticas. El fragmoplasto es un nuevo mecanismo de pared celular, de gran importancia en el plan corporal básico de las plantas terrestres. A nivel celular es una disposición microtubular que provee de un nuevo mecanismo de citocinesis. Los plasmodesmas son canales revestidos por membranas celulares que contienen disposiciones proteicas y retículo endoplásmico tubular. Estas estructuras proveen una vía para la comunicación citoplásmica entre células vecinas que, de otra forma, se mantendrían separadas por la pared celular. Los plasmodesmas aparecen solo en las carofíceas, que también pueden generar citocinesis mediante los phragmoplastos. De estos se insinúa que fueron un precursor necesario para el origen de los plasmodesmas. Su ramificación filamentosa indica que los organizadores polares del huso pu-

dieron cambiar la posición angular en 90°.

En las plantas superiores, la división celular asimétrica está asociada con los reguladores de los dominios de transcripción. Estos producen una distribución diferencial de los determinantes citoplásmicos del desarrollo embrionario. Respecto de la placenta vegetal, la señalización entre el esporofito y el gametofito incluye la producción y transferencia de células haploides. Estas células tranferidas son un rasgo común de los embriofitos y muestran muchas digitaciones internas que aumentan la superficie de la membrana para incrementar el flujo de las fotosintetasas. Este flujo se posibilita por uniones intergeneracionales que habrían facilitado el origen del embrión vegetal. Los principales cambios del plan corporal, luego de la divergencia entre los briofitos y las plantas vasculares terrestres, comprenden el origen de un meristema apical del esporofito, que permitió la producción de órganos. Además, debe mencionarse la capacidad de los meristemas iniciales cuya proliferación habría permitido la ramificación del esporofito en las plantas vasculares. Esta ramificación habría conferido un mayor tamaño del cuerpo, mayor productividad y potencial reproductivo. Por otro lado, los múltiples puntos de crecimiento del esporofito habrían permitido las especializaciones de los sistemas de ramificación que forman las hojas, los conos y las flores (Graham y cols., 2000).

Es sabido que los tejidos vasculares entregan el soporte físico para las plantas y sirven además para el transporte del agua, el azúcar, las hormonas y las moléculas señalizadoras. Los estudios genéticos recientes han identificado interconexiones entre las principales vías de señalización que regulan su desarrollo. La iniciación y formación de los tejidos vasculares, así como la formación de patrones, su crecimiento y diferenciación, son parte de un continuo aun no comprendido totalmente. Por ejemplo, no se entiende cómo se especifica la identificación de los tejidos ni la arquitectura vascular de los sistemas radiculares. Al respecto, cabe preguntarse si las mismas vías se reutilizan durante el desarrollo o si es que hay vías paralelas e independientes. Aparentemente la división celular orientada es importante, pero requiere comprender su control espacial y temporal, que crea la tridimensionalidad del tejido vascular. Hasta la fecha se han propuesto dos meristemas ortogonales que regularían diferencialmente el control de los ejes de crecimiento (De Rybel y cols., 2016).

Los estudios paleontológicos sugieren que la simbiosis de las plantas con los hongos está directamente relacionada con ciertas adaptaciones para la vida terrestre. Muchas estructuras que se encontraron en el Devónico entregan evidencia convincente de que, tanto los líquenes (simbiontes entre un hongo y un alga microscópica) como también la simbiosis entre hongos y algas, facilitaron la adaptación al ambiente terrestre. Así, la terrestralización que ayudó

a los embriofitos a conquistar la tierra, está ligada a una simbiosis ancestral con los hongos Glomeromicetes, que forman micorrizas arborescentes en el suelo. Evidentemente, estas simbiosis iniciales nos señalan el cauce por el que fluye el curso de la vida. La diversidad actual de interacciones entre plantas y hongos es parte de la diversidad que existió en el pasado. El hecho de que los prototrofos actuales utilicen hongos para explotar los recursos del suelo ejemplifica claramente su tendencia a retomar la simbiosis, tal como habría sucedido más tardíamente en la evolución de los embriofitos (Selosse y Strullu-Derrien, 2015).

La reciente secuenciación del genoma del alga filamentosa terrestre *Klebsormidium flaccidum* (División Charophyta) señala la existencia de genes específicos para el flujo cíclico de electrones, presente en las plantas terrestres. También se han reportado hormonas vegetales y homólogos de algunos intermediarios de señalización, requeridos para la acción hormonal y la adaptación al estrés abiótico como la sequía, salinidad y congelamiento. Su genoma también codifica para un sistema primitivo que protege contra los efectos negativos de la intensidad lumínica exacerbada. El genoma de *K. flaccidum* indica que las algas adquirieron la maquinaria fundamental que se requiere para la adaptación a los ambientes terrestres (Hori y cols., 2014). Esto suena a transferencia lateral de una adaptación, como la de helechos, que heredaron de los musgos la adaptación a la escasa luminosidad del sotobosque. Sin embargo, aun falta mucho por conocer sobre la genómica de las algas, para obtener un cuadro más completo sobre los albores evolutivos y la adaptación a los ambientes terrestres. Estas áreas y preguntas están relegadas a un segundo plano pues no son atractivas para las agencias que financian la investigación científica.

Novedades del desarrollo y las raíces de Evo-Devo

Los fundamentos de la biología evolutiva de fines del siglo XIX se erigieron desde la conservación de los estadios del desarrollo y la universalidad de las capas germinales. El criterio de *homología* biológica se fundó en el rol de las capas germinales y en la unión de la biología con la sistemática, a través de la organización del reino animal en organismos diploblásticos y triploblásticos. Así, las capas germinales, la homología, la evolución larval, los orígenes de los vertebrados, la pedomorfosis y la heterocronía pasaron a ser aspectos fundamentales del origen de la embriología evolutiva y de Evo-Devo (Hall, 2000).

Morgan (1916) sostenía que la transmisión hereditaria no debía mezclarse con el modo en que los genes afectan la ontogenia. En esta misma línea, Waddington (1961, 1967) no adhería a los límites que la síntesis moderna había establecido para la genética, la embriología y la biología evolutiva. Consideraba importante enfatizar una visión diacrónica que estudiase cómo las alteraciones heredables en el desarrollo causaban cambio evolutivo (Gilbert, 2000a; Wilkins, 2009).

El legado cultural de la biología del desarrollo lo inició el ruso Alexander Kowalevsky, célebre embriólogo evolutivo comparado (Raff y Love, 2004). Son famosas sus contribuciones sobre las relaciones evolutivas del reino animal, ahora que Evo-Devo ha emergido como la gran disciplina de investigación empírica contemporánea. Mediante el uso de técnicas histológicas aplicadas al estudio de embriones tempranos, pudo determinar homologías que no era posible visualizar en el adulto. Kowalevsky documentó el desarrollo temprano del amphioxus y determinó las afinidades de la larva de los tuni-

cados con los vertebrados (Mikhailov y Gilbert, 2002). Su contribución más relevante para el desarrollo de la biología evolutiva fue la elucidación de los mecanismos ontogenéticos en el origen de las innovaciones evolutivas (Wagner y cols., 2000).

Novedades ontogenéticas

El neodarwinismo ha corroborado el rol de la selección natural en las adaptaciones y se ha esmerado en mostrar la unidad de la vida mediante eslabones que extrapolan el cambio poblacional con las disparidades macroevolutivas (Dobzhansky y cols., 1977). El advenimiento de Evo-Devo ha puesto en contexto las críticas epistemológicas y metodológicas que plagaban a la síntesis moderna al mostrar sin extrapolación la relación causal entre genes y fenotipos, y la de estos con la diversidad orgánica (Cañestro y cols., 2007; Carroll, 2008). Tal relación surge de alteraciones en la expresión de genes reguladores conservados evolutivamente. Los cruzamientos experimentales (y la genética poblacional) solo dan cuenta de la constancia y la variación genética entre progenitores y descendientes, o jerárquicamente (Fox Keller, 2000).

El descubrimiento de genes reguladores homólogos para estructuras tradicionalmente análogas (como los ojos de los vertebrados y de los insectos), fue un gran avance para la consolidación de Evo-Devo como disciplina evolutiva. La existencia de genes homólogos en estas especies profundamente diferentes no contaba con apoyo, hasta que se encontraron sus sorprendentes similitudes moleculares. Previo a ello, los biólogos evolutivos pensaban que las similitudes se producían por selección y no por descendencia común de vías regulatorias (Mikhailov, 2005). Pero si las células poseían la misma información, ¿cómo se explica la diferenciación de los órganos de un organismo? Esta paradoja se resolvió por analogía con el modelo de regulación génica del operón lactosa. Este hallazgo sirvió de evidencia para asegurar que el genoma contiene la plantilla y también el programa para hacerlo funcionar. Es decir, la especificidad requerida para el autoensamblaje de los organismos es inherente al producto de los genes. Sin embargo, surgió una nueva dificultad, porque el autoensamblaje es un proceso que tiende al equilibrio termodinámico, y para generar orden se requiere autoorganización, un proceso que ocurre en sistemas lejos del equilibrio (Kauffman, 1993, 1995; Halley y Winkler, 2008).

La idea de que el ADN contiene las claves estructurales y epigenéticas de la vida condujo al desciframiento de los genomas. La creencia era que diferentes organismos tuviesen distintas secuencias y que los más complejos tuviesen más genes que los organismos más simples. Para sorpresa de los adeptos al programa genético, los organismos difieren principalmente por secuencias

no codificantes, refutando la idea de que la forma está codificada en el ADN. Entonces la explicación mecanicista para el desarrollo ontogenético pasó desde los genes estructurales al control de la expresión, mediante la teoría de la información posicional. Es decir, la coordinación sistémica se logra por gradientes químicas que entregan información posicional a las células mediante morfógenos (Kondo y Miura, 2010). Pero si los diferentes planes corporales se construyen por genes homeóticos similares, ¿cómo se explica entonces la diversidad morfológica? La respuesta radica en los promotores de los genes maestros que controlan la regulación génica (Carroll, 2005, 2008; Davidson y Erwin, 2006). No obstante, la alteración de los promotores no es causal, sino la consecuencia de un proceso biológico que no proponen.

Morfológicamente, una novedad evolutiva es un elemento corporal, un elemento de diseño o un plan corporal que tiene una nueva función adaptativa (*e.g.,* proteínas anticongelantes, la queratina, el sistema inmune, etc.). La novedad carece de una contrapartida homóloga en la especie ancestral, por lo que representa una divergencia cualitativa más que cuantitativa (Gilbert y Mikhailov, 2005). Una novedad no es una variación fenotípica cuantitativa como las transformaciones de las extremidades anteriores de un mamífero. Las modificaciones de estructuras preexistentes reflejan homología. En cambio, la aparición de apéndices pareados en la cintura escapular y pélvica de los anfibios ejemplifica una novedad evolutiva, no presente en sus ancestros.

La caparazón de las tortugas es una novedad porque no existía en otros vertebrados, a pesar de reconstruirse con los mismos tipos celulares existentes previamente. Las novedades evolutivas del desarrollo se originan por alteración de alguno de estos cuatro parámetros: el *tiempo* (heterocronía), la *posición* (heterotopía), las *cantidades* (heterometría) y los *productos génicos* (heterotipia). En la generación de una novedad evolutiva es necesario que se mantengan separadas ciertas células indiferenciadas que retienen el potencial de división que sirve de sustrato para la morfogénesis de la estructura (Davidson y cols., 1995). Pero, ¿qué percute el proceso? ¿Cuál es el diseño que los conecta?, diría Bateson (1979).

La mandíbula es otra novedad evolutiva que permitió la evolución predatoria de los vertebrados. Los placodermos y las lampreas no tienen mandíbulas y su alimentación es más limitada que la de los mandibulados. En los embriones de vertebrados gnatostomados, el cartílago mandibular se desarrolla a partir del arco mandibular, donde no expresa ningún gen *Hox*. Pero en las lampreas, el arco mandibular no forma una condensación cartilaginosa dorsal y ventral como en los mandibulados. El dominio de expresión de *HoxC6* se extiende desde el blastoporo hasta el mesodermo del cráneo (Cohn, 2002). Así, la expresión ectópica de *Hox* sería el mecanismo que ha inhibido la apa-

rición de las mandíbulas en las lampreas.

La aparición de novedades evolutivas está asociada al aumento del tamaño del genoma y con las duplicaciones de los genes *Hox*. Estos genes son controlados por otros genes en áreas específicas donde se formarán las extremidades. Los cambios en la expresión de los genes *ubx* y *abdA* a nivel intrarregional regulan la expresión de las protopatas en las larvas de mariposas. La proteína *Dll* (distal-less) se expresa en el abdomen de insectos, pero su represión por *adbA* y *ubx* en el abdomen de *Drosophila*, impide que se desarrollen protopatas abdominales. En cambio, en una larva de mariposa la desregulación de los homólogos de *abdA* y *ubx* inhibe su expresión. Al liberarse de la represión de *Dll,* se forman protopatas abdominales como se observa en las orugas de mariposas. La expresión ectópica o el cambio del dominio de expresión de genes maestros también puede generar una novedad evolutiva inversa, como lo ejemplifica la pérdida de extremidades en las serpientes. La expresión del gen *Hoxc-6* marca el límite de diferenciación entre las vértebras del cuello y del tronco de los reptiles. En la pitón, en cambio, este gen no se expresa. Simultáneamente, se expande el dominio de expresión de los *Hox* que especifican vértebras y en todo el cuerpo se forman vértebras torácicas con costillas.

La biología molecular del desarrollo no solo ha descubierto genes reguladores homólogos, sino también vías homólogas de transducción de señales entre protostomios y deuterostomios. Esta conservación de las vías y sus funciones (homologías profundas) señalan la unidad del tipo (Shubin y cols., 2009) mediante una homología de procesos, expresada en campos y gradientes morfogenéticos fuertemente regulados (Gilbert y cols., 1996). En efecto, a partir de dos gradientes morfogenéticos (conformados por proteínas morfogéneticas *(BMP)* y dos factores de crecimiento transformantes *(Nodal)* ha sido posible organizar un embrión de pez cebra bien desarrollado, a partir de una blástula. Estos morfógenos fueron suficientes para inducir los mecanismos celulares y moleculares requeridos para organizar las células indiferenciadas del pez cebra, tanto *in vivo* como *in vitro* (Xu y cols., 2014).

Para algunos autores, existen dos tipos de Evo-Devo. El primero es una suerte de subdisciplina externalista de la síntesis evolutiva expandida, mientras que la segunda ofrece una interpretación diferente de la evolución. En el primer caso, la diversidad se explica por cambios en los interruptores que regulan los genes. Las alteraciones en los interruptores significan cambios en el cableado de las redes genéticas que, a su vez, son las mediadoras de los cambios que ocurren en los planes corporales. La interpretación alternativa, basada en la tradición internalista, sostiene que los planes corporales son formas genéticas autoorganizantes, producidas por las características intrínsecas, físicas y químicas, de los agregados celulares iniciales. Así, las

diferencias en cantidad y distribución de las células en agregados pueden producir formas únicas en las primeras fases embrionarias *(e.g.,* esferas huecas, láminas tisulares, tubos, etc.). En esta visión, los programas genéticos se consideran productos de la evolución, mientras que la forma se organiza mediante propiedades inherentes a los sistemas biológicos. Su estabilización procede a través de circuitos genéticos *a posteriori* y no son una precondición para la organización de los sistemas vivientes (Medina, 2010). Así, los programas son más bien una condición altamente derivada en donde la autoorganización está involucrada en la emergencia de las redes genéticas y su retroalimentación positiva y negativa. En resumen, desde una perspectiva externa, la organización es un producto del azar y el sorteo génico. Se niega la existencia de principios organizantes y la evolución se reduce a una narrativa histórica plagada de conjeturas (Woese, 2004). En cambio, desde una perspectiva internalista, la forma sería el resultado de las leyes de la organización, implicando que la evolución tiene un componente que se asemeja a una ley biológica. Similarmente, las investigaciones en la genómica evolutiva y cuantitativa han llevado a descubrir varias regularidades universales que conectan las variables fenómicas con las genómicas. Estos principios universales incluyen la distribución de las tasas evolutivas de genes ortólogos, la distribución de tamaño de las familias parálogas, la correlación negativa entre la tasa de evolución de las secuencias génicas y su nivel de expresión, etc. Estos principios universales pueden explicarse por modelos matemáticos similares a los que usan los físicos estadísticos *(e.g.,* modelo de vida-muerte-innovación), pero no incorporan la selección en forma explícita. Consecuentemente, las regularidades observadas no son moldeadas por la selección sino por las propiedades emergentes de estos conjuntos génicos (Koonin, 2011).

Aunque los genes y sus productos tienen un rol importante en este cuerpo de ideas, son insuficientes para explicar la organización biológica. Los genes codifican ciertos componentes sistémicos, incluyendo su participación en la dinámica autoorganizante y especifican algunas moléculas que, a través de la selección natural, estabilizan las formas autoorganizadas, pero no pueden generarlas (Medina, 2010). Lamentablemente, el escaso énfasis en las preguntas filogenéticas, sumadas a la demanda por organismos de fácil manipulación, ha sido la principal razón del sesgo ontogenético y de sus conclusiones de corto alcance filogenético. Parece conveniente brindar más atención a las investigaciones de la mitad del siglo XX, especialmente para comprender por qué la síntesis moderna excluyó a la embriología de la explicación. Además, para corregir el reduccionismo a ultranza y la molecularización darwiniana de la biología, que caracteriza a las líneas de investigación.

La eliminación del desarrollo ontogenético como componente de la heren-

cia, que permite la comprensión de la evolución, se atribuye a Morgan (1916) porque los experimentos de Mendel lo convencieron de que los genes determinaban directamente los rasgos. Así surgió la visión evolutiva centrada en los genes, que permanece hasta hoy día (Fox Keller, 2000; Medina, 2010). Recordemos que, previamente, los genetistas estudiaban la herencia de la transmisión mientras los embriólogos estudiaban el estado generativo de la misma. Esta disputa por el poder y la autoridad la ganó la herencia de la transmisión, pero no por demostración empírica sino por estipulación (Sapp, 1983). Es decir, los genes se convirtieron en la causa de la forma y la biología del desarrollo fue desestimada de la síntesis (Gilbert, 2000b). Esta idea corresponde al *programa genético del desarrollo*. Su énfasis se centró en el genoma, toda vez que sostiene que el ADN provee tanto el programa que controla el desarrollo como el mecanismo por el cual los genes originan los elementos (Gilbert, 1996; Newman y Müller, 2000; Newman y cols., 2007). En síntesis, el desarrollo ontogenético quedó reducido a un rasgo cualquiera que podía moldearse por la selección natural y producir así máquinas reproductivas óptimas.

Con todo, y dada la suerte de axiomatización en que ha incurrido la biología molecular, la evolución ha sido transformada en una epifenomenología biológica donde el dato *per se* es la explicación del fenómeno (Woese y Goldenfeld, 2009). Epistemológicamente, sin una perspectiva que ligue coherentemente la embriología evolutiva comparada con diversos procesos evolutivos, el descontento seguirá creciendo. Ante tal divorcio, es posible que a partir de los mismos hechos, habilidades y reputación de los científicos, se llegue a conclusiones completamente opuestas (Raff y Love, 2004). Me permito agregar que el divorcio puede tener sus raíces en la adscripción fervorosa a la herencia vertical como herramienta para trazar parentesco. El dinamismo celular ejemplificado por la TGL y la hibridización por poliploidía obligan a modificar la forma en que nos adentramos al *curso de la vida*.

Biología molecular del desarrollo

La diversidad estructural ejemplificada por los planes corporales de los organismos son de una magnitud, originalidad y belleza tales que provocan asombro. Al observar ciertos vertebrados se generan preguntas complejas y punzantes sobre el origen, despliegue y significado de la divergencia morfofisiológica de los organismos. Por ejemplo, la transformación metamórfica de los insectos, la ausencia de extremidades en las serpientes, o las diferencias anatómicas entre cetáceos, murciélagos y elefantes reflejan una enorme disparidad morfofuncional a partir de un ancestro común no muy lejano. Si a ello sumamos el descomunal tamaño alcanzado por ciertos dinosaurios, o

las peculiares morfologías de los fósiles de Burgess Shale, el panorama de la diversidad orgánica es aun más asombroso e incomprendido.

Actualmente, sabemos que los genes están en el centro de los misterios del desarrollo ontogenético y de la evolución. La genética molecular del desarrollo señaló cuán equivocada era la visión que suponía que los diferentes planes arquitectónicos de los organismos eran el reflejo de genes distintos. Es decir, que a medida que aumentaba la disparidad organísmica, la especificación genética también difería. En efecto, Mayr, paladín del neodarwinismo, sostenía que la búsqueda de genes homólogos entre los organismos era un ejercicio de futilidad. En cambio, Waddington (1961, 1967) no adhería a los límites que había establecido la síntesis moderna para la genética, la embriología y la biología evolutiva. Para él, la comprensión del cambio evolutivo debía ser diacrónica ya que es causada por variaciones ontogenéticas heredadables. Sostenía además que *la pregunta final que debíamos hacernos con respecto a las fuerzas de la evolución era si la mutación, la recombinación, la selección, y las barreras reproductivas explicaban las grandes tendencias de la evolución, o la divergencia entre ballenas y caballos a partir de sus ancestros*. Frente a estas preguntas que parecían no tener respuesta adecuada, señaló que *las entrañas de la evolución, que significan saber cómo se obtienen caballos, tigres y otras cosas, está fuera de la teoría matemática*. Actualmente, sabemos que su crítica era muy acertada, pues la genética poblacional no puede explicar el origen de los rasgos complejos.

El impulso molecular aplicado al estudio de la ontogenia demostró que los genes del desarrollo tienen su contrapartida exacta y cumplen funciones muy similares en la mayoría de los vertebrados, incluido el hombre. Estos hallazgos implican que la diversidad orgánica no se explica por el complemento génico individual, sino en la forma en que se activan los genes del desarrollo embrionario. Recordemos que 98% de los 30.000 genes del genoma humano son compartidos con los chimpancés. Esta apreciación se liga con un segundo aspecto, que es la expresión diferencial de genes (epigénesis). Las metodologías moleculares actuales han demostrado que la coordinación de los elementos anatómicos de un organismo funcional completo depende de las vías reguladoras epigenéticas. La importancia de la ontogenia en la explicación macroevolutiva ha dado apoyo a la visión diacrónica de Waddington, aunque no todo su pensamiento evolutivo era acertado.

La biología del desarrollo comprende el estudio de los procesos epigenéticos que determinan la forma, la función y el tamaño de los organismos. Sin embargo, el rol de la embriología en la evolución fue relegado a un segundo plano porque, para el neodarwinismo, la historia de la vida en todos sus niveles era explicable a nivel poblacional. Ahora sabemos que la clave para

comprender la forma de los organismos radica en el desarrollo embrionario. A partir de una célula única, la epigénesis origina organismos muy complejos, formados por millones de células diferenciadas en estructura y función, siguiendo una modalidad de regulación génica secuencial *(Figura 13-3)*.

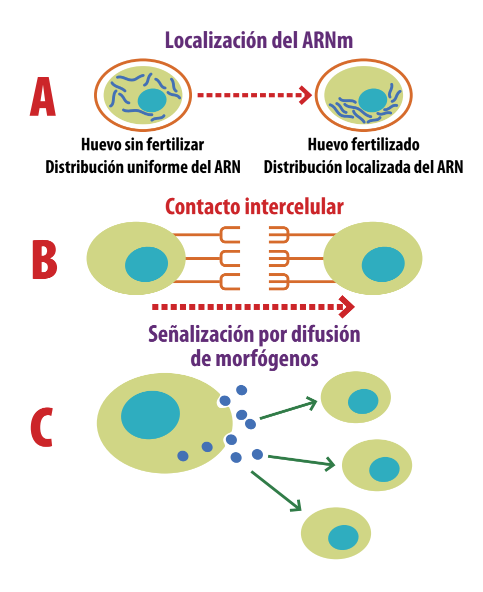


Figura 13-3 Inducción de la expresión génica

Formas de expresión génica secuencial que afectan el destino celular. **A)** La distribución heterogénea del ARNm y su localización en un extremo del cigoto genera un gradiente de diferenciación inicial. **B)** El contacto intercelular es una segunda manera de modificar las células indiferenciadas mediante receptores de membrana. **C)** La señalización intercelular a distancia se efectúa por difusión de factores proteicos específicos (morfógenos) que añaden nuevas especificaciones para la diferenciación celular.

El desacople entre la ontogenia y la filogenia comenzó a declinar a medida que se intensificaba el estudio molecular del desarrollo embrionario. Esos avances han mostrado que, con independencia de la distancia filogenética, los organismos comparten familias específicas de genes reguladores del desarrollo. Estos genes constituyen una verdadera *caja de herramientas* que afecta al genoma en forma discreta y dirige la construcción del cuerpo, como también el número, identidad e interacción entre sus componentes. Notablemente, solo una pequeña fracción del genoma constituye esta caja de herramientas, formada por factores de transcripción y por vías de señalización involucradas en las interacciones celulares a corto y a largo plazo. La comprensión de las vías regulatorias ontogenéticas llevó al descubrimiento de los genes *Hox*,

cuya activación pone en funcionamiento vías de diferenciación epigenética por acción eminentemente proteica. Estas proteínas controlan la formación, identidad y distribución de los rasgos definitorios del diseño animal y de la diversidad orgánica.

La identificación de los genes *Hox* (genes de caja homeótica, *homeobox*). se inició con el estudio de los mutantes homeóticos en *Drosophila* (Carroll y cols., 2001). Lo interesante de estos mutantes es que una simple alteración afecta dramáticamente al desarrollo de estructuras complejas. La estructura mutada se desarrolla como cualquier otra parte del cuerpo, pero en un lugar que no le corresponde. Estudios posteriores determinaron que los genes homeóticos (y otros con funciones análogas) controlaban el destino celular. De ahí el nombre de genes selectores, genes maestros o *Hox (Figura 13-4).*

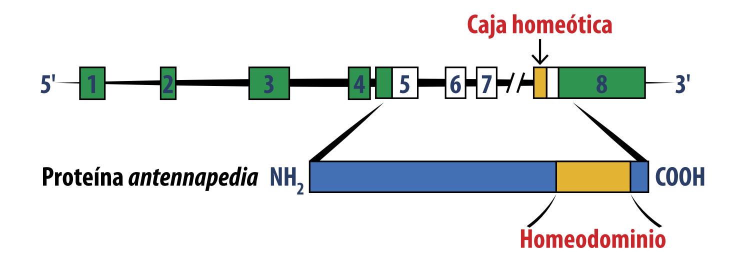


Figura 13-4 Estructura del gen de caja homeótica *Antennapedia*
Estos genes tienden a distribuirse en conglomerados dentro del genoma. Se encuentran en los organismos bilateralmente simétricos y son muy conservados evolutivamente. La mayoría comparten una secuencia común de 180 nucleótidos que es la caja homeótica *(homeobox).* Los números de 1 a 8 indican exones.

El panorama que ha emergido de la biología del desarrollo ha sido tan diferente a lo esperado que ha producido un vuelco epistemológico. Nadie podía anticipar, por ejemplo, que los mismos genes que especifican la formación del ojo de una mosca funcionasen en humanos. Este conocimiento ha incidido en que la embriología comparada sea actualmente una poderosa disciplina predictiva y explicativa.

La epigénesis

Bien sabemos que las células de un organismo multicelular son genéticamente homogéneas, pero estructural y funcionalmente heterogéneas debido a la expresión de genes que modulan la diferenciación tisular. Se les llama *modificaciones epigenéticas* porque sus *marcas* son heredables a corto plazo y no

involucran cambios en las secuencias nucleotídicas del ADN. Las modificaciones epigenéticas permiten que las células respondan diferencialmente a señales ambientales, hormonales, factores de crecimiento y otras moléculas reguladoras *(Figura 13-3)*. La marca epigenética, que aparece durante el desarrollo, se borra en la gametogénesis y reaparece en forma idéntica después de la fecundación. Este patrón de marcaje/desaparición de la señal epigenética ha llevado a acuñar el concepto de *memoria genética* porque sus *instrucciones* se transmitirán a la descendencia y se usarán durante toda la vida del organismo (Wu y Morris, 2001). Así, el genoma parece ser mucho más que un sistema hereditario o un repositorio de genes. Es la memoria genética permanente de la célula, aunque la naturaleza de la *memoria* es desconocida (Barbieri, 2003).

La herencia epigenética nos dice que las causas próximas (ontogenéticas) y las últimas (evolutivas) no son una dicotomía tajante. Las primeras pueden

Mecanismos epigenéticos

L**a epigénesis** es un fenómeno de regulación génica en cascada. El ejemplo más trascendente en mamíferos lo constituye la compensación de dosis de productos génicos ligados al sexo, en mamíferos. Así, uno de los cromosomas X de las hembras es silenciado mediante metilación del ADN, de modo que el sistema compensatorio del genoma actúa como un sensor que puede contar las dosis autosómicas para mantener la proporción X/A = ½ (Goto y Monk, 1998).

Metilación: Es la marca epigenética mejor estudiada y entendida. La metilación puede afectar al ADN o a las histonas que conforman los nucleosomas. Al afectar a la cromatina, incide en que la tasa transcripcional sea prácticamente nula. El resultado neto es silenciamiento génico, como se aprecia en los cromosomas sexuales de mamíferos.

Impronta genómica: Es un tipo de regulación muy particular porque silencia algunos *loci* autosómicos, según su origen parental. En mamíferos se conocen unos 70 genes con impronta genómica, de los cuales la mitad expresa al alelo paterno; la otra mitad, al alelo materno. Aunque no se conoce el mecanismo de la impronta, estos genes tienen que ver con el desarrollo embrionario, la formación de la placenta y la diferenciación de ciertos linajes celulares. También influyen en la fisiología normal del sistema nervioso y en la conducta postnatal (Reik y cols., 2002). La impronta también parece asegurar el apareamiento correcto de los cromosomas al poner una marca epigenética específica. Esta similitud sugiere que tanto la impronta como la compensación de dosis serían dos aspectos del mismo fenómeno (Paldi, 2003). El significado biológico de la impronta no es claro. Se supone que las ventajas de la haploidía funcional son mayores que las desventajas, pero esta descripción no tiene

mayor contenido informacional (Spencer, 2000). Los patrones de impronta desaparecen al formarse los gametos y luego se restablecen en el embrión, manteniendo el diseño de expresión de los progenitores. La correcta expresión de los genes con impronta es crítica para la fertilidad de los organismos porque tiene que ver con la formación de tejidos embrionarios. Por ejemplo, el *locus* BW tiene impronta paterna en el roedor *Peromyscus maniculatus*. Los cruzamientos interespecíficos entre esta especie y *P. polionotus* dan como resultado individuos de gran tamaño, que mueren antes de nacer. El análisis molecular indicó una severa disrupción del patrón de impronta en los híbridos y una asociación directa entre la impronta y el aislamiento reproductivo (Vrana y cols., 1998, 2000).

Dominancia nucleolar: Este fenómeno se ha observado en híbridos interespecíficos y alopoliploides. Corresponde a la transcripción activa de los *loci* NOR heredados de un progenitor especifico, mientras que los *loci* del otro progenitor son silenciados por modificaciones covalentes de la cromatina (Pikaard, 2000; Grummt y Pikaard, 2003). Como resultado, el nucléolo se forma a partir de solo uno de ambos *loci* activos, por un mecanismo semejante al de compensación de dosis. Al realizar cruzamientos dirigidos y recíprocos, siempre se aprecia silenciamiento del *locus* proveniente de la misma especie parental, independiente de si actuó como progenitor paterno o materno. Por ejemplo, en plantas poliploides *(Triticale),* derivadas del cruzamiento entre el trigo y el centeno, siempre se expresan los organizadores nucleolares del trigo y se silencian los del centeno. Lo mismo ocurre en mamíferos híbridos. En las mulas, por ejemplo, se expresa el NOR derivado del progenitor burro, mientras que el derivado del caballo se mantiene silenciado. La comprensión de cómo se percute la dominancia nucleolar es aun escasa.

dirigir las causas evolutivas mediante una suerte de proceso instructivo (Jablonska y Lamb, 2002). La epigenética representa el componente lamarckiano de la evolución porque el ambiente es el inductor y también el selector de la variación. Su importancia más obvia y trascendente es la desaparición de la distinción entre el fenotipo y el genotipo. En efecto, la reconstrucción del genotipo se basa en la transmisión mendeliana, mientras que el fenotipo se rige por la acción de vías regulatorias. Esta distinción conlleva un cambio radical en la importancia que se atribuye a los genes del desarrollo, porque implica que la epigénesis tiene la propiedad sistémica de incrementar su propia complejidad de manera convergente. En cambio, la evolución incrementa la complejidad en forma divergente.

Regulación génica en cis

Los genes de eucariontes son controlados por secuencias no codificantes (cis-reguladoras) que incluyen los promotores, usualmente ubicados río

arriba del codón de inicio de un gen. Un gen puede ser controlado por varios promotores independientes que pueden o no estar cercanos entre sí. Los elementos cis-reguladores se encuentran adyacentes a los genes que regulan, mientras que los elementos trans *(e.g.,* proteínas de unión) pueden regular un gen en cualquier cromosoma. Su estado por defecto es reprimido, ya sea por retroalimentación positiva o negativa. Los elementos cis-reguladores están representados por 4 a 6 distintos tipos estructurales de factores de transcripción que generalmente funcionan en conjunto, produciendo la integración de diversas señales de inicio. La organización modular de los elementos cis-reguladores y la redundancia de sus códigos de control pueden evitar los efectos pleiotrópicos adversos, que se producirían si no existiese diferenciación (e independencia) de los elementos funcionales (Wray y cols., 2003). Si se piensa que las funciones específicas de ciertos tipos celulares se regulan positivamente por activadores transcripcionales, los genes río abajo puede que no reciban las señales de represión y, por lo tanto, se expresarán en posiciones o tipos celulares inapropiados *(Figura 13-5).* Las jerarquías regulatorias, sus

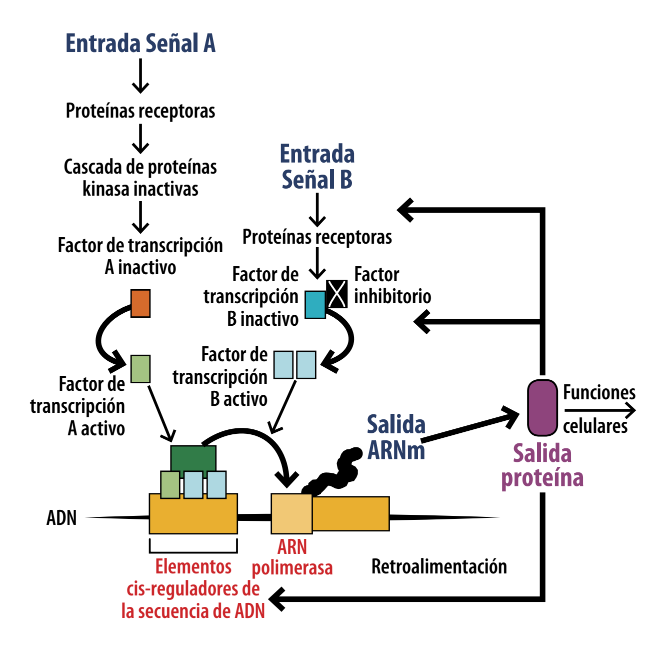


Figura 13-5 Via genética regulatoria

Los genes contienen muchos elementos que controlan su expresión, en diferentes lugares y a distintos tiempos en la embriogénesis. Dependiendo de la acción de elementos inhibitorios sobre los factores de transcripción, puede o no puede formarse un producto proteico final. Si no se inhibe la transcripción, las secuencias cis-regulatorias actúan sobre el gen blanco, activan la transcripción y se forma un producto final, utilizable en funciones celulares.

redes y circuitos, tienen mayor efecto sobre la evolución morfológica que los genes asociados a roles metabólicos.

Las mutaciones cis-regulatorias pueden producir alteraciones morfológicas drásticas, como la transformación de los apéndices bucales en apéndices ambulacrales en los crustáceos. En los ocho apéndices (cefálicos y torácicos) se expresan los genes *antp, ubx, y abdA*. Cuando *ubx* y *abdA* no se expresan, el primer apéndice locomotor del tórax da origen a un maxilípedo cefálico, diferenciado para la alimentación. La aparición de maxilípedos se considera un rasgo derivado porque los crutáceos fósiles no los tenían. Los tres genes mencionados presentan expresión homogénea en la cabeza del crustáceo *Artemia salina* que, por lo tanto, carece de maxilípedos. En cambio, en los copépodos se forman cuatro segmentos cefálicos (el último segmento forma un maxilípedo) y cuatro pares de patas torácicas. Por otro lado, las langostas marinas (*Homaris sp.*) no expresan *ubx* ni *abdA* en los primeros dos segmentos torácicos, de modo que aparecen coincidentemente dos pares de maxilípedos cefálicos. Así, el número de maxilípedos se correlaciona con el número de segmentos que expresan los genes *Hox8/9* y, además, con el número de segmentos torácicos que no responde a la acción de *ubx* ni de *abdA*. Por lo tanto, si la instrucción para originar un apéndice se expresa en la cabeza, se forma un maxilípedo. Si se expresa en el tórax, se origina un apéndice ambulacral.

El énfasis en la regulación génica ha alcanzado un alto consenso entre los evolucionistas. Este ADN regulador ubicado en las regiones no codificantes del promotor, contiene las instrucciones para construir la anatomía de los organismos, de modo que sus mutaciones pueden tener efectos drásticos. En síntesis, la regulación epigenética en cis permite la organización del embrión en módulos y gobierna la formación de los diversos planes arquitecturales que regulan la diversidad de los bilaterios. La evidencia acumulada señala que no hay otra forma de concebir las bases genéticas del cambio evolutivo sino mediante modificaciones genéticas de las redes regulatorias del desarrollo.

El reciente descubrimiento del marcaje químico sobre las bases nitrogenadas del ADN y el ARN, está transformando profundamente el estudio de la expresión génica (Willyard, 2017). Hasta el momento las modificaciones epigenéticas se han centrado en la metilación de las citosinas del ADN. Actualmente las investigaciones están enfocadas a la metilación de la adenina, tanto en el ADN como en el ARNm. La identificación de proteínas que escriben, leen o borran estas marcas, señalan su importancia en la regulación de la expresión génica. La distribución del marcaje epigenético es especialmente fuerte en el cromosoma X, sugiriendo un rol destacado en su inactivación en las hembras de mamíferos.

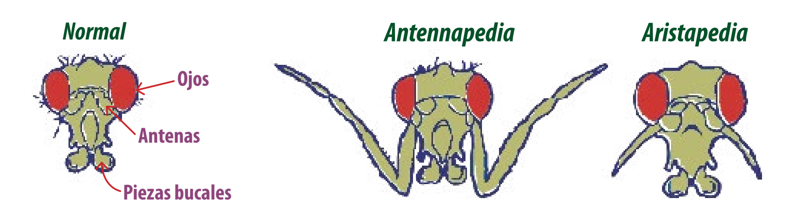


Figura 13-6 Aspecto normal y de mutantes homeóticos en *Drosophila melanogaster*
Los mutantes aquí mostrados tienen un par de patas en la cabeza, donde normalmente se forman las antenas. Estas mutaciones fueron el punto de partida para comprender que las mutaciones que afectan a los genes maestros del desarrollo incidían en la formación de una estructura completa, aunque fuese en un lugar equivocado.

La orquestación del desarrollo en *Drosophila melanogaster*

Las mutaciones homeóticas producen pérdida de la identidad, de tal modo que un apéndice o estructura compleja se forma en la posición que normalmente le correspondería a otra. El mutante *Antennapedia* en *Drosophila* tiene un par de extremidades en la cabeza, donde normalmente se originan las antenas *(Figura 13-6)*. El número de elementos propios de la extremidad es igual que en los insectos normales.

A partir del conocimiento de la homeosis, se llegó a la identificación de los genes de efecto materno, cuyos transcritos (ARNm) se distribuyen en forma

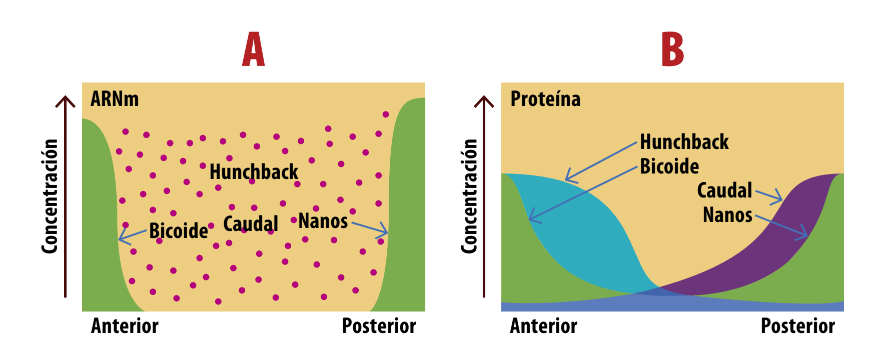


Figura 13-7 Gradientes maternos de activación génica
A) Los ARNm *Bicoide* y *Nanos* se localizan anterior y posteriormente, mientras que el ARNm de *Hunchback* y *Caudal* se encuentran en el sincicio. **B)** La difusión de las proteínas *Bicoide* y *Nanos* conduce a la formación de un gradiente debido a que *Bicoide* activa la transcripción de *Hunchback* en la región anterior del embrión y reprime la traducción de *Caudal*. Por su parte, *Nanos* reprime la traducción de *Hunchback* en la parte posterior, pero activa la de *Caudal*. Esta dinámica regulatoria conduce a la distribución gradual de las cuatro proteínas según su ubicación.

heterogénea en el huevo *(Figura 13-7)*. La gradiente de concentración de los ARNm preformados organiza dos centros: *Bicoide* (anterior) y *Nanos* (posterior). Por su parte, los ARNm de otros dos genes *(Hunchback* y *Caudal)* que se encuentran en el sincicio, tienen relaciones opuestas a los dos primeros. En el polo anterior, la proteína *Bicoide* activa la transcripción de *Hunchback* y reprime la traducción de *Caudal*. En cambio, en el polo posterior, el efecto es inverso: la proteína *Nanos* reprime la traducción de *Hunchback* y promueve la de *Caudal*. Al final se forma una distribución en gradiente de las cuatro pro-

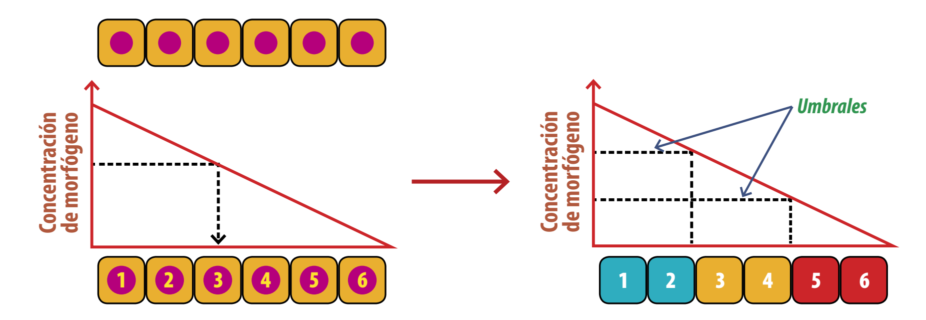


Figura 13-8 Valor posicional mediado por morfógenos
Al inicio de la embriogénesis, cada célula tiene un potencial de diferenciación no definido, que se representa por la capacidad de convertirse en azul, anaranjada o roja. Los morfógenos son proteínas u hormonas cuya concentración umbral inicia un determinado diseño de diferenciación anteroposterior. En este modelo, la concentración del morfógeno define la posición de cada célula y da origen a un diseño de diferenciación local.

teínas involucradas en este proceso. Los genes que determinan el polo dorsoventral y el eje proximal-distal, también se regulan por retroalimentación.

La epigénesis continúa su acción en cascada, de modo que cuando se llega a un punto de gran proliferación celular, el destino de las células es especificado por la acción de células vecinas y por sustancias solubles, secretadas a una distancia variable de las células blanco. Estos morfógenos pueden especificar más de un tipo celular por formación de un gradiente de concentración que da valor posicional a las células *(Figura 13-8)*. Por ejemplo, el gradiente dorsoventral genera el contexto geográfico para que el sistema nervioso se forme ventralmente en los insectos, pero se desarrolle dorsalmente en los vertebrados.

La próxima batería génica en activarse contiene los genes de segmentación. Estos genes controlan la formación de bandas donde se ubicarán los órganos del adulto. Los primeros elementos de segmentación en activarse son los

genes *Gap* (*krüppel, tailless*, etc.) que regulan la formación de conjuntos de segmentos adyacentes *(Figura 13-9).* Los mutantes *Gap* carecen de ciertos segmentos larvales consecutivos y presentan repetición de otros *(Figura 13-10).* La

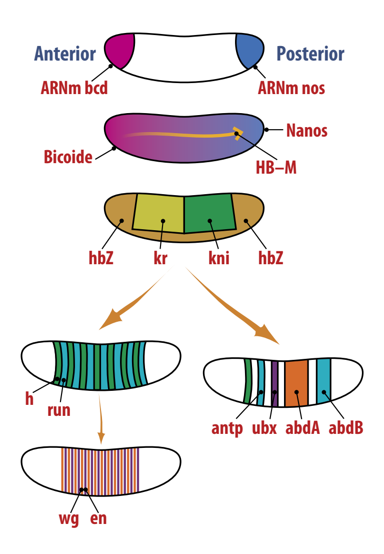


Figura 13-9 Cascada de activación de los genes de segmentación en *Drosophila melanogaster*

Una vez que se activan los genes maternos, sus gradientes proteicos actúan como percutantes de los genes GAP, que a su vez inducen la activación de los genes de regla par y posteriormente se activan los genes de polaridad de segmentos. Al final, se encienden los genes *Hox,* que dan especificidad a cada segmento del cuerpo. Las abreviaciones corresponden al nombre de los elementos genéticos y su lugar de expresión.

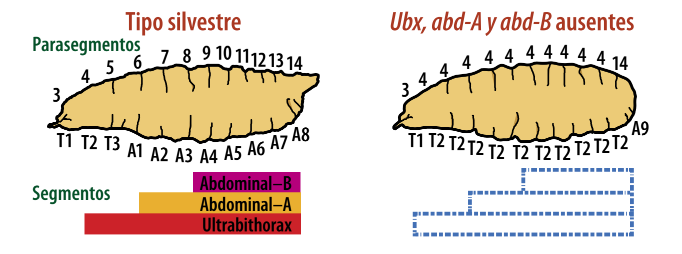


Figura 13-10 Efecto de las mutaciones en genes *Gap* en *Drosophila melanogaster*

Los genes ultrabithorax (Ubx), abdominal A (abd-A) y abdominal B (abd-B) son necesarios para la formación de los 14 segmentos que conforman el cuerpo de la mosca. Si estos tres genes están mutados, los segmentos 5-13 se no se diferencian entre sí, sino que repiten el patrón ontogenético del segmento 4. Por lo tanto, el complejo *ultrabithorax* se requiere para la identidad normal de todos los segmentos.

transcripción de los genes *Gap* es regulada por los productos génicos que se han expresado previamente a lo largo del eje anteroposterior. Al igual que con los genes maternos, la concentración del producto génico de *Gap* da valor posicional a las células. La distancia incide en la concentración de las moléculas inductoras y determina el grado de respuesta de las células blanco.

Una vez activados, los genes *Gap* inducen el encendido de los genes de regla par *(fushi-tarazu, even-skipped, hairy*, etc.). Estos genes actúan con periodicidad regulatoria en la región caudal de un segmento anterior y en la región rostral del segmento que le sigue. Los promotores de los genes de regla par contienen múltiples sitios de unión para distintos factores de transcripción y su efecto sinérgico resulta en nueva diferenciación de los segmentos corporales. En seguida, se activan los genes de polaridad de segmentos *(e.g., wingless* y *hedgehox*). Su acción coordinada permite la diferenciación anteroposterior de cada segmento y dirige el posicionamiento correcto de apéndices y órganos internos de esos segmentos específicos. La mantención de la expresión génica que define la polaridad de segmentos es controlada por diferentes vías de señalización intercelular. Finalmente, se da paso al encendido de los genes selectores homeóticos (*Hox*) que dan identidad a las estructuras en formación.

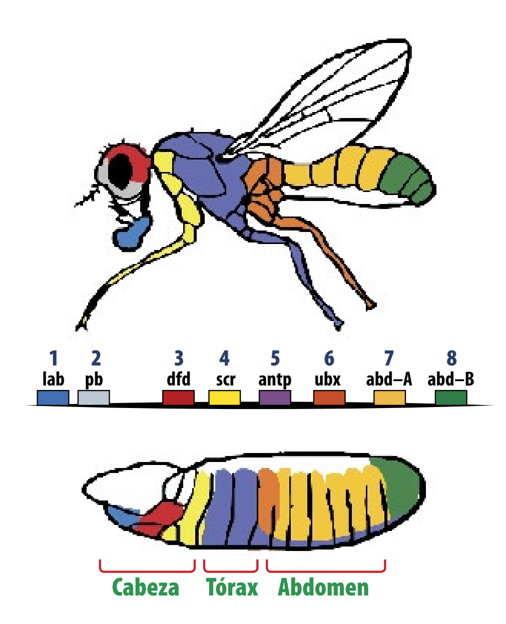


Figura 13-11 Genes *Hox* en *Drosophila melanogaster*
La especificación de las estructuras larvales y del adulto está determinada por un conjunto de ocho genes ligados, dispuestos en la misma secuencia en ambos estadios del desarrollo.

Los genes *Hox* en *Drosophila melanogaster*

Estos genes constituyen una familia grande y diversa, formada por unas 20 familias de genes que se distribuyen generalmente en conglomerados de ciertas regiones cromosómicas. En *Drosophila* están formados por ocho elementos

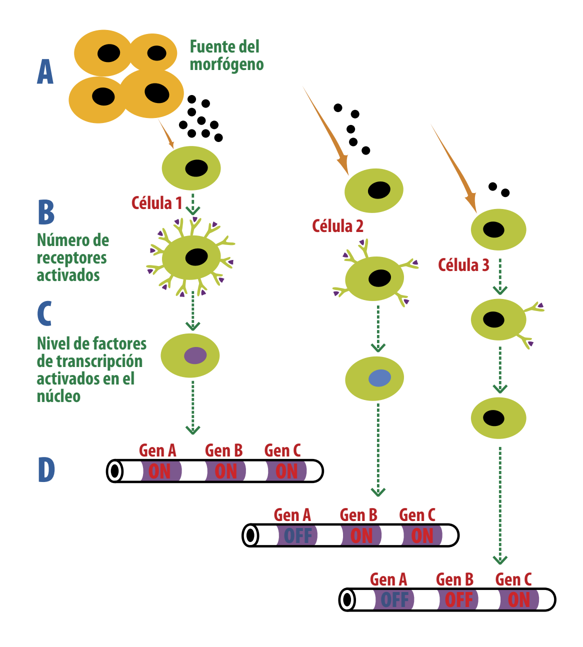


Figura 13-12 Concentración de morfógenos y expresión diferencial de genes
Ciertos genes se activarán (ON) o se mantendrán silenciados (OFF) según los niveles de concentración de un morfógeno. La concentración depende de la distancia que media entre la célula fuente y la célula blanco.

ligados, que afectan al desarrollo de los embriones, larvas y adultos *(Figura 13-11)*. Los genes *Hox* mantienen secuencias muy conservadas evolutivamente y se han reportado en los animales con simetría bilateral. La similitud entre las secuencias de los homeodominios de ratas, sapos, humanos y moscas comprende hasta 59 de los 60 residuos aminoacídicos que lo conforman. Su expresión espacial es muy precisa y define la memoria posicional. Esta *memoria* se sustenta en la concentración de morfógenos que inducen la formación de patrones *(Figura 13-12)*. Las mutaciones homeóticas son dominantes y producen pérdida parcial de la función génica, mientras que los heterocigotos mantienen la función normal (provista por el alelo silvestre). En síntesis, los genes *Hox* no forman las estructuras, sino que actúan como interruptores moleculares que encienden cascadas de diferenciación epigenética que go-



Figura 13-13 Similitud de los homeodominios en *Drosophila melanogaster*
Conservación del homeodominio aminoacídico de los ocho genes *Hox* en *Drosophila melanogaster.* En anaranjado se destacan los aminoácidos que son compartidos. Los otros colores representan zonas diferenciadas, pero compartidas entre dos o más homeodominios *Hox.*

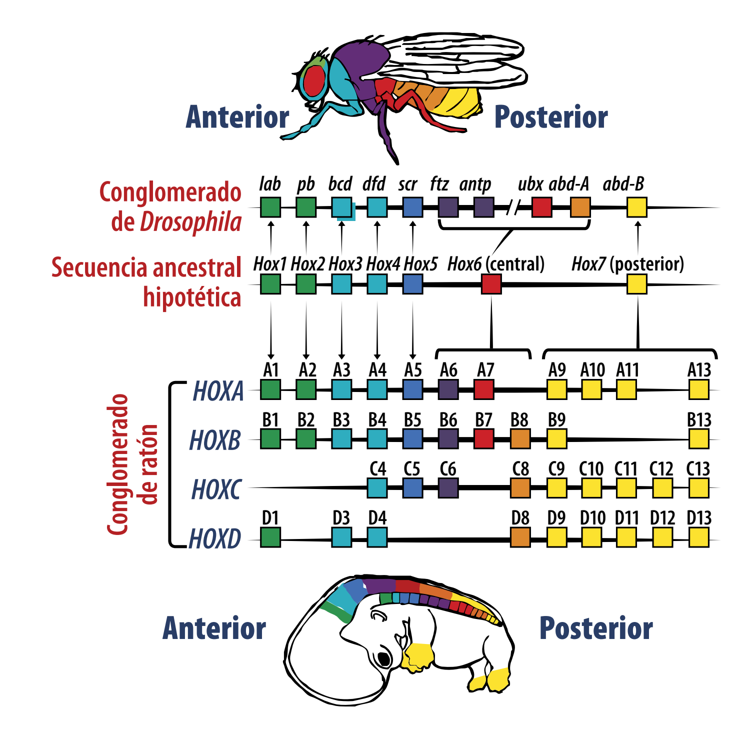


Figura 13-14 Conglomerados *Hox* en invertebrados y vertebrados
Colinearidad entre el orden de los genes en el cromosoma y las estructuras que se especifican en el organismo, independiente de su divergencia evolutiva. Los primeros genes del conglomerado *(lab, pb)* tienen que ver con la especificación de estructuras anteriores tanto de moscas como de ratones, mientras que los últimos *(abd-a, abd-b)* especifican los segmentos y estructuras posteriores en ambos organismos. Los colores indican esta colinearidad entre los genes y el fenotipo. El conglomerado de ocho genes *Hox* en *Drosophila melanogaster* está repetido cuatro veces en los mamíferos (39 genes parálogos en el ratón).

biernan la forma final del cuerpo (Eizinger y cols., 1999).

El ligamiento de los genes *Hox* sugirió que podrían haberse originado por duplicación en tándem de uno o más genes ancestrales. Esta conclusión se basa en el ADN de los complejos *Bithorax* y *Antennapedia* de *Drosophila* que son suficientemente similares para hibridizarse. Esta similitud consiste en una secuencia de 180 nucleótidos, llamada caja homeótica, que codifica para un dominio proteico de unión al ADN (homeodominio) de 60 aminoácidos *(Figuras 13-4* y *13-13).* En efecto, 44 de los 66 aminoácidos del homeodominio de la proteína *Deformed* (*Dfd*) son los mismos de la proteína *Ultrabithorax* (*UbX*). Es necesario puntualizar que todos los genes que producen mutaciones homeóticas en *Drosophila* son genes de caja homeótica. Pero no todos los genes de caja homeótica tienen efectos homeóticos. Es decir, no todas las proteínas que contienen homeodominios son proteínas *Hox*.

Un rasgo enigmático de los *Hox* de *Drosophila* es su ligamiento en dos complejos génicos (*Bithorax* y *Antennapedia*), cuyo orden dentro de cada complejo en el cromosoma refleja la secuencia en que se transcriben y expresan en el organismo. Esta relación se conoce como *colinearidad* y alude a que los genes se expresan fenotípicamente en el mismo orden en que se encuentran dispuestos en el cromosoma. Los primeros en transcribirse son los que involucran estructuras cefálicas, mientras que los últimos tienen que ver con estructuras caudales *(Figura 13-14).*

Los genes *Hox* en mamíferos

El estudio de los genes *Hox* en *Drosophila melanogaster* dio paso a su estudio en otros animales. Los Cnidaria (y el ancestro común de los bilaterados) tienen dos genes *Hox* relacionados con el eje anterior y posterior de los bilaterios. En los Lophotrochozoa, Ecdysozoa y Deuterostomia, existen al menos dos grupos anteriores de genes, múltiples grupos centrales y también múltiples grupos posteriores. *(Figura 13-14).* En etapas iniciales del conocimiento ontogenético de los vertebrados, se descubrieron las tres capas germinales y la polaridad de estructuras como los apéndices y segmentos de los insectos. El trasplante de estas estructuras permitió entender el rol de los organizadores que tienen efectos drásticos sobre el destino de los tejidos vecinos. Por ejemplo, el trasplante del labio dorsal del blastoporo hacia la zona de invaginación del mesodermo y endodermo induce un eje corporal secundario completo, derivado del material proveniente del huésped. Posteriormente, se han descubierto otros organizadores cuya actividad polarizante determina el eje anteroposterior. Igualmente, la cresta apical ectodérmica dirige la formación de la parte más distal de las extremidades.

El mapa físico de los genes *Hox* de los mamíferos reveló que se encontraban en cuatro grandes complejos ligados, cuya disposición colinear es la misma de los insectos *(Figura 13-14)*. El aumento de parálogos se explica por duplicaciones en tándem, mientras que la existencia de cuatro conglomerados se habría originado por poliploidía (total o parcial; Holland y cols., 2002; Crow y cols., 2006).

Origen de la cabeza y del cerebro de los vertebrados

Los vertebrados o Craniata se distinguen por poseer una cabeza definida, diferenciada, apoyada y protegida por un endoesqueleto celular robusto. En los vertebrados más antiguos, este esqueleto habría consistido de cartílago celular colaginoso, un material que forma la base del esqueleto embrionario de los vertebrados y del esqueleto adulto de los peces cartilaginosos y Agnatha. La mayor parte del cartílago celular del cráneo se deriva de poblaciones de células migratorias que constituyen la cresta neural, que se origina desde los bordes del sistema nervioso central. Debido a que el cartílago celular de la cresta neural no existe en los vertebrados, su aparición y derivación se considera un punto de inflexión en la evolución de los vertebrados. En efecto, muchos rasgos de dicho cartílago se forman transientemente en la larva del cordado invertebrado *Branchiostoma floridae*. Este animal ha ganado nuevas secuencias cis-reguladoras del elemento clave (*SoxE*) para el desarrollo del cartílago, que posteriormente se expresa en las células de la cresta neural. Con todo, parece que el origen del cráneo de los vertebrados no depende de la evolución de nuevo tejido esquelético, como se creía antiguamente. Aparentemente, todo el proceso se deriva de la expansión de este tejido a través del área cefálica, de modo que la modificación de los elementos cis-reguladores ha jugado un rol muy importante en su evolución (Jandzik y cols., 2015).

Asociado a lo anterior, otra importante innovación de los vertebrados es la elaboración tripartita del cerebro. Esta organización contrasta con la arquitectura básica de otros cordados. Al respecto, el cerebro relativamente simple de los cefalocordados parece ser homólogo con el prosencéfalo y el metencéfalo de los vertebrados. En cambio, los tunicados muestran una organización tripartita que carece de centros cerebrales especializados. Esta organización es muy elaborada si se comparan los cordados con otros deuterostomios que solo tienen una red neural y un sistema nervioso central relativamente simple.

Mediante un análisis filoestratigráfico de los patrones de expresión génica en el pez cebra (*Danio rerio*) se lograron reconocer tres importantes períodos en la historia evolutiva de su cerebro. El más antiguo correspondería a eventos preadaptativos que ocurrieron en los primeros metazoos y en la emergen-

cia del sistema nervioso durante la transición metazoos–eumetazoos.

La siguiente fase está enmarcada en el origen de los cordados, donde la impronta adaptativa más extrema se encuentra en todas las regiones del cerebro. Estos hallazgos señalan que el cerebro de los vertebrados evolucionó independientemente de su homólogo, en el linaje de los protostomios. Además, la señal detectada desde el telencéfalo dorsal, durante el origen de los vertebrados, concuerda con las teorías clásicas que consideran esta parte del cerebro como una innovación genuina. En su conjunto, los datos señalan una historia adaptativa modular en la construcción del cerebro, cuya organización ya estaba delineada en los ancestros cordados (Sestak y Domazet-Loso, 2015).

Regulación génica y relojes circadianos

Los procesos transcripcionales se activan en momentos críticos del desarrollo y luego se autorregulan por silenciamiento epigenético temporal. Esto implica que las células tienen mecanismos sensores que controlan el ciclo celular y señalan el momento de dividirse, crecer y morir. Además, existe un sensor que regula la fisiología celular al funcionar como un marcapasos circadiano. El cronómetro interno asegura que la activación génica se produzca en el momento preciso y concertadamente con otros genes. El delicado balance homeostático de estos elementos genéticos responde a vías de retroalimentación análogas a los operones de las bacterias (Hunt y Sassone-Corsi, 2007).

Por extraño que parezca, la segmentación de artrópodos y vertebrados tiene control circadiano. La formación de somitos origina las vértebras, los discos intervertebrales, las costillas y los músculos. Los ciclos circadianos de diferenciación somítica se basan en dos fenómenos independientes. El primero es un reloj que oscila sincrónicamente entre un estado permisivo y otro restrictivo. El segundo es una ola frontal que se desplaza a través del eje anteroposterior y establece un gradiente de diferenciación, cuya progresión determina el posicionamiento correcto de los límites de los somitos. Este modelo está altamente conservado en los vertebrados y codifica para componentes de las vías de señalización *Notch.* El análisis de los mutantes para segmentación apoya la conclusión de que tales alteraciones derivan de *genes cíclicos* defectuosos. La activación/represión del reloj circadiano depende de la retroalimentación negativa que afecta a los promotores de genes con comportamiento oscilatorio. Esta dinámica oscilatoria se produce por represión del producto proteico del gen (Freitas y cols., 2005). La dinámica de la formación de somitos sugiere que otras respuestas ontogenéticas derivan de los mismos mecanismos cíclicos en diferentes tejidos. Actualmente, sabemos que el reloj circadiano fisiológico y metabólico de diversos organismos tiene muchos

rasgos en común con el ciclo celular, aunque ambos sistemas oscilatorios son independientes (Hunt y Sassone-Corsi, 2007).

La modulación circadiana de la floración de las plantas se controla mediante regulación del fotoperíodo. La floración altera la identidad de los meristemas, diferenciándolos desde el estado vegetativo hacia uno floral. Este proceso está determinado por la actividad del regulador del crecimiento, *Florigen*. Para explicar la producción de *Florigen*, el modelo del *reloj de arena* supone que la luz afecta la acumulación de un producto regulador que, cuando sobrepasa cierto umbral, la planta florece. Las plantas de *día corto* florecen cuando las noches son largas y ajustan sus tendencias reproductivas para finales del verano u otoño. Por su parte, las plantas de día largo florecen cuando las horas de luz sobrepasan las de oscuridad, en primavera y verano (Simpson, 2003). Por ejemplo, la espinaca no florece en los trópicos porque no hay suficientes horas de luz solar. Este ejemplo ilustra la correspondencia entre la regulación génica vegetal y la estacionalidad, que a su vez se asemeja a la acción diferenciadora de los morfógenos animales (Yanovsky y Kay, 2003).

Reclutamiento génico (coopción)

Las células y estructuras no tienen un destino único. Así como un martillo puede usarse para clavar, sacar clavos o aplanar superficies, algo similar ocurre a nivel molecular. En efecto, algunas subunidades preexistentes o sus vías completas pueden ser reclutadas o *cooptar* para nuevas funciones. Por ejemplo, el gen *engrailed* tiene que ver con la segmentación inicial de los embriones de *Drosophila,* pero más tarde actúa en la especificación de las neuronas y en la determinación del eje antero-posterior de los discos imaginales de las larvas. La coopción también se ha observado en las proteínas que, en el hígado, funcionan como una enolasa o alcohol deshidrogenasa, pero también tienen funciones específicas en la formación del iris. Adicionalmente, la vía por la cual la proteína *Hedgehog* induce a la proteína *Engrailed* a formar patrones alares y para poder extender las alas, se usa más tarde en las células escamosas que forman los *ojos de las alas* de las mariposas. El reclutamiento también se ilustra a nivel morfológico en la evolución de las extremidades de los vertebrados. Las estructuras del antebrazo, que servían para caminar, se modificaron para el vuelo. La transformación de los huesos mandibulares embrionarios en huesecillos del oído medio de los mamíferos, es otro ejemplo de coopción morfológica. En este sentido, el reclutamiento de genes del desarrollo hacia nuevas funciones bioquímicas u ontogenéticas genera mayor amplitud de respuesta morfológica, utilizando los mismos elementos básicos disponibles (Eizinger y cols., 1999). No obstante esa explicación, la coopción

podría ser un epifenómeno del silenciamiento de un determinado genoma y el encendido del otro, en organismos de naturaleza híbrida.

La ontogenia vegetal

La secuenciación de genomas vegetales completos ha evidenciado una correlación positiva entre la proporción de genes que procesan información y la complejidad organísmica. En *Arabidopsis thaliana*, más del 20% de sus genes codifican para proteínas transcripcionales y de transducción de señales. El aumento de la complejidad biológica coincide con la expansión de familias génicas específicas. Por ejemplo, la evolución de los receptores nucleares ha sido un evento clave en el desarrollo de la comunicación intercelular, requisito indispensable para lograr la multicelularidad.

Los cambios macroevolutivos de las plantas vasculares están asociados a genes determinantes de estructuras reproductivas y vegetativas (Meagher y cols., 1999). Uno de ellos corresponde a las actinas, que son proteínas del citoesqueleto de todos los eucariontes. La fusión de actinas y β-glucorunidasa tiene que ver con la separación entre los órganos con aspecto de hoja y las estructuras reproductivas. Esta diferenciación marca la división morfológica entre algas y las plantas terrestres. Pero eso no es todo, las ciclinas de tipo D (*CycD2*) actúan reduciendo la longitud de la fase G1 del ciclo celular y aumentan la tasa de división celular. Este aumento determina que los nuevos primordios se formen más rápidamente. Como consecuencia, el desarrollo meristemático es normal pero la tasa de crecimiento se acelera desde la germinación hasta la madurez (Cockcroft y cols., 2000). El otro factor regulador, íntimamente correlacionado con la complejidad vegetal corresponde a las proteínas *WRKY*. Este dominio corresponde a una región de 60 aminoácidos altamente conservados, con funciones de defensa antiparasitaria, el desarrollo de tricomas y la biosíntesis de metabolitos secundarios (Eulgem y cols., 2000).

Las estructuras florales tienen datación fósil desde hace aproximadamente 130 Ma. Desde entonces han experimentado una enorme diversificación morfológica. Al igual que los animales, las plantas también generan mutantes homéoticos florales (*Agamous, Apetala*, *Pistillata* y *Agamous/Apetala*), aunque no por genes de caja homeótica. Las mutaciones de pérdida de función floral originan diferenciación errada de los elementos del cáliz y la corola. La regulación del desarrollo floral está bajo control de un número reducido de genes *MADS*. Estos se caracterizan por la presencia de un dominio de unión de 57 aminoácidos. Los análisis filogenéticos indican que los genes de esta familia se duplicaron hace unos 285 Ma. Su origen es monofilético y antecede a la di-

vergencia entre angiospermas y gimnospermas.

Los códigos epigenéticos *Hox* de plantas y mamíferos son los mismos. Esto se aprecia con los mutantes triples (*Apetala 2, Apetala 3* y *Agamo*) cuyo estado por defecto es la formación de hojas. Coinciden con los mamíferos por exhibir patrones de expresión traslapantes mediante combinación de dominios funcionales de factores preexistentes. Esta estrategia ha facilitado que se construyan nuevos reguladores usando los mismos componentes básicos. Tal es caso de los factores *MADS* que gobiernan la diferenciación floral en meristemas y órganos florales (Purugganan, 1997; Lawton-Rauh y cols., 2000). La divergencia entre estos genes homeóticos habría ocurrido hace aproximadamente 480 Ma.

Homologías profundas

Bajo el alero neodarwiniano, las homologías son evidencia de ancestría común. En cambio, para la biología del desarrollo, las homologías reflejan procesos causales del desarrollo cuyos efectos perduran hasta hoy día. Así, la constancia de simetría bilateral en organismos muy diversos ya no se considera como una arquitectura corporal eficiente, sino como la herencia ontogenética del ancestro *Urbilaterio*, común a todos ellos. Estas homologías epige-

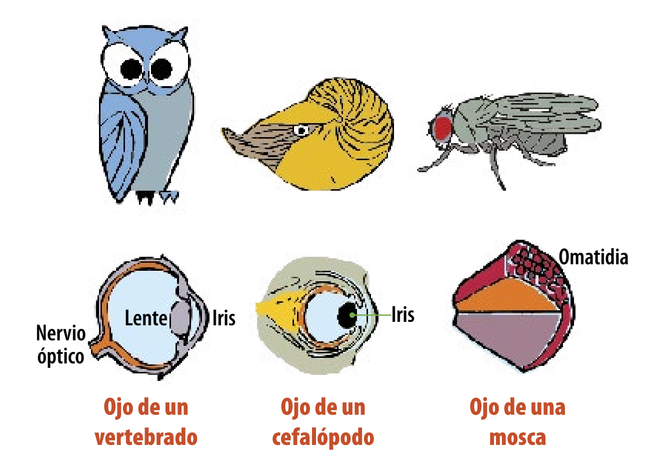


Figura 13-15 Esquema de la estructura de los ojos en vertebrados (ave), moluscos *(Nautilus)* e insectos (mosca *Drosophila melanogaster*)

Tradicionalmente se suponía que la visión de estos taxa había evolucionado independientemente, debido a la divergencia filogenética entre ellos. La evidencia molecular propone que los ojos de estos animales son homólogos porque comparten el mismo diseño de expresión derivado de cajas homeóticas homólogas.

Modularidad

Cabe preguntarse, ¿,ómo puede alterarse tanto el desarrollo organísmico si es tan complejo y está afinado tan delicadamente? Además, ¿por qué sus efectos no son deletéreos o antagónicos con la ontogenia? El concepto de *modularidad* señala que las estructuras complejas se forman por ensamblaje de módulos preexistentes que pueden ser modificados individualmente. Inicialmente se pensaba que las alteraciones ontogenéticas tenían efecto en el último estadio del desarrollo embrionario. Ahora sabemos que los estados iniciales también pueden alterarse y producir una novedad morfológica, porque los animales están organizados (ontogenéticamente y anatómicamente) en módulos relativamente discretos.

Como no todas las partes de un embrión están conectadas con la misma intensidad, se puede alterar la expresión génica de una estructura sin modificar otras que pertenezcan a un módulo distinto. Esto se denomina disociación de los módulos y permite, por ejemplo, que las extremidades anteriores de las aves hayan evolucionado hacia alas mientras las posteriores mantienen su rol locomotor. En esta misma línea, recordemos que solo se forman plumas en las alas, mientras que se forman escamas en los tarsos. En los insectos, el gen *antp* se expresa en el protórax y el mesotórax mientras que *ubx* y *abdA* se expresan en el abdomen. En cambio, en los crustáceos, estos tres genes muestran patrones traslapantes de expresión. El resultado es que el tórax-abdomen de los crustáceos es más alargado y lleva un par de apéndices en cada segmento.

La disociación de módulos también permite explicar los fenómenos de alometría y heterocronía, muy importantes en la formación de planes corporales diferentes dentro de un phylum. En los caballos, el crecimiento y la diferenciación de condrocitos a diferentes tasas permiten que el dedo central crezca 1,4 veces más rápido que los dedos laterales y resulte en un dígito central extremadamente largo. Del mismo modo, el crecimiento alométrico positivo del maxilar y premaxilar de las ballenas, respecto del resto de la cabeza, produce el desplazamiento de la nariz hacia la zona superior del cráneo.

Otra instancia de disociación de módulos, en el tiempo de activación o inactivación de genes, es la heterocronía o cambio temporal del desarrollo de un rasgo de una especie, comparado con el tiempo en que el mismo rasgo aparece en el ancestro.

Así, la modularidad permite nuevas combinaciones de expresión génica que pueden originar morfologías exploratorias. Se han identificado cuatro tipos de cambios evolutivos en la morfología de los animales organizados modularmente:

A) Cambios numéricos en partes repetidas (variación merística) como el número de vértebras de los vertebrados.

B) Diversificación de partes con homología serial. Ocurren en una serie de apéndices repetidos de los artrópodos, que pueden evolucionar hacia antenas, elementos del aparato bucal, apéndices locomotores o reproductores.

C) Diversificación de partes homólogas en distintos linajes. Por ejemplo, las alas de las aves y de los murciélagos han conservado la arquitectura básica de la extremidad anterior de un tetrápodo (brazo, antebrazo, carpo y dedos).

D) Evolución de las novedades que se forman a partir de estructuras preexistentes o que evolucionan *de novo* hacia un nuevo rol. La evolución de los dientes, plumas, astas, pelo y manchas circulares de las alas de las mariposas ejemplifican novedades morfológicas, originadas por diferenciación secundaria del ectodermo (Carroll y cols., 2001).

Al igual que los animales, las plantas tienen una organización genéticamente modular que permite flexibilización morfológica de los órganos, de acuerdo a las condiciones ambientales. Los pelos radiculares y rizoides son células con funciones radiculares en las plantas terrestres. La aparición de pelos radiculares en el esporofito obedece a factores de transcripción. Se sugiere que algunos genes que controlaban el desarrollo del cuerpo briofito haploide fueron reclutados por la fase diploide en los descendientes. Por lo tanto, el reclutamiento de genes desde la fase haploide a la diploide se habría dado concertadamente con la modificación de la función de los genes específicos del esporofito. Este mecanismo daría cuenta de la explosión de la diversidad morfológica que ocurrió en el Paleozoico, cuando las plantas colonizaron la tierra (Menand y cols., 2007).

néticas ofrecen evidencias contundentes e innegables de que la evolución no puede entenderse desacoplada del desarrollo.

Usando ejemplos de rasgos considerados no homólogos como el ojo de moluscos, insectos y vertebrados, el neodarwinismo supone que su determinación genética también debe ser no homóloga. Sin embargo, el desarrollo del ojo se inicia con la activación de genes homólogos (*Pax-6*) en esos phyla. Lo mismo es válido para el desarrollo homólogo del corazón y de las extremidades entre insectos y vertebrados *(Figura 13-15).*

En este momento, el concepto clásico de homología entró en disputa con la biología molecular, debido a que las secuencias nucleotídicas o proteicas podían compararse y su divergencia evolutiva era factible de cuantificarse. La complicación siguió cuando se estudió la segmentación de los insectos y su relación con los mutantes homeóticos. Recordemos que los genes que gobiernan la homeosis son serialmente homólogos, se ubican en tandem en una región discreta de un cromosoma determinado y su patrón de expresión es colinear. Aun más, la región intensificadora del gen *deformed* (*dfd*, que se expresa en la región cefálica de mamíferos) se expresa en la misma región corporal de las moscas. Hasta entonces, nadie había sugerido que la segmentación pudiese ser homóloga entre moscas y humanos, aunque ambos animales son segmentados. De aquí en adelante se sucedieron descubrimientos similares que se han agrupado bajo el concepto de *homologías profundas*. Es

decir, se trata de rasgos homólogos en organismos muy distantes filogenéticamente, pero que comparten información ontogenética por mantención de las mismas vías de regulación y expresión génica. Igualmente, la pata de un insecto y la de un vertebrado difieren en la diferenciación del ectodermo, pero la formación del eje antero-posterior de ambos taxa es especificado por *sonic hedgehox*. También, el eje dorso-ventral es especificado por *engrailed* y define un mecanismo homólogo derivado por ancestría común. Considerando que la vía genética *cordin/bmp4* regula la formación del ectodermo neurogénico en protostomios y deuterostomios, el sistema nervioso animal sería una homología profunda, porque se forma por el mismo conjunto de instrucciones. No obstante, el genoma de los ctenóforos contradice estos postulados.

Ciertas especulaciones desarrolladas por Saint-Hilaire, alrededor de 1820, postulaban una reversión del eje dorsoventral entre insectos y vertebrados si se consideraba el tubo neural y el corazón como referencia. La biología del desarrollo ha confirmado que dicho eje está determinado por genes homólogos con expresión invertida (Amundson, 2005). Aparentemente, la especificación de los genes se vale de la caja de herramientas y la utiliza en diferentes formas, según las directrices embriológicas de los organismos. El uso reiterado de las mismas vías del desarrollo da apoyo a la formulación de una homología de procesos genéticos fundada en la información regulatoria compartida entre cajas homeóticas.

Inferencia ontogenética: el ancestro Urbilaterio

La conservación de esta caja de herramientas en el reino animal lleva a la formulación de nuevas preguntas sobre las similitudes y diferencias entre los organismos. Por ejemplo, ¿cómo se explica que el ojo de un vertebrado y el de un insecto se desarrollen y controlen por los mismos especificadores epigenéticos y que incluso sus genes sean intercambiables? ¿Y qué nos dice esta similitud acerca de los ancestros de los animales? Aunque el inicio homólogo de dichas estructuras no garantiza que los productos finales lo sean desde el punto de vista morfológico, es evidente que el concepto clásico de homología está siendo cuestionado. Las homologías ontogenéticas han llevado a plantearse cuál podría haber sido la constitución ontogenética mínima del ancestro *Urbilaterio*. Este organismo hipotético probablemente no tenía exoesqueleto ni endoesqueleto, de tal modo que no habría fosilizado y solamente se puede especular acerca de su morfología. Para ello, se busca determinar los genes homólogos que lleven a cabo funciones similares en protostomios y deuterostomios. Por ejemplo, *Pax6* tiene que ver con la formación de ojos en vertebrados e invertebrados. Su expresión ectópica genera ojos adicionales en

Drosophila y *Xenopus* y bien podría ser un elemento común al ancestro de ambos grupos. Otro gen de caja homeótica, también compartido entre roedores e insectos, es *tinman,* cuya proteína se expresa en el mesoderma esplácnico de *Drosophila*. Los mutantes con pérdida de la función *tinman* carecen de corazón, por lo cual su presencia es absolutamente necesaria. Finalmente, los genes *ortodentículo (otd)* y *espiráculos vacíos (ems),* que especifican las regiones cerebrales anteriores, tienen funciones similares en esos animales. Así, se infiere que el ancestro hipotético de los bilaterios habría tenido órganos sensoriales derivados de *Pax6*, un sistema circulatorio basado en la acción de *tinman,* y un cerebro derivado de *otd* y *ems*. Su polaridad anteroposterior estaría basada en la expresión de genes *Hox* (Gilbert, 2000b; Carroll, 2005).

Reorganización genómica, metamorfosis y macroevolución en insectos holometábolos

Las dificultades para observar la especiación *en acción* (excepto en el caso de los alopoliploides) han contribuido a los ataques creacionistas y a la convicción de que la macroevolución solo puede observarse en el registro fósil. El siguiente ejemplo muestra una instancia macroevolutiva al alcance de nuestros sentidos y entorno e ilustra sobre la disputa por la prioridad estructura/función, que se mantiene por décadas. Para nadie es sorpresa la transformación que ocurre en los insectos holometábolos. La oruga de las mariposas, de aspecto cilíndrico, tiene la epidermis cubierta con proyecciones urticantes, un aparato bucal masticador especializado para comer hojas y un desplazamiento impulsado por contracciones del cuerpo que lo anclan al suelo por protopatas. Luego de varias mudas, la oruga construye un capullo en donde ocurre la transformación apoptósica más profunda que se pueda observar directamente. Al terminar el proceso dentro del capullo, nace una mariposa, en cuya epidermis los pelos urticantes se reemplazan por suaves pelillos y escamas sedosas. El aparato bucal masticador se transforma en libador y le aparecen *de novo* dos pares de alas. El animal ya no es impulsado por contracciones corporales, sino batiendo las alas. Estas modificaciones ocurren durante el ciclo de vida del insecto y se derivan de la regulación epigenética diferencial del genoma en distintas etapas del desarrollo. La modificación de las estructuras y órganos larvales requiere una reprogramación total de las instrucciones ontogenéticas. Además, se requiere iniciar otro conjunto de instrucciones para formar estructuras propias del adulto. La metamorfosis en holometábolos opera de manera tal que las instrucciones de la caja de herramientas se reprograman al momento de pupar. Así, el encendido del código epigenético del adulto ocurre simultáneamente con el apagado del antiguo.

Considerando que las vías del desarrollo pueden producir esta enorme divergencia durante la ontogenia, uno se pregunta si esos mismos mecanismos explican los planes corporales de los phyla. Sabiendo que la pedomorfosis y la peramorfosis se explican fácilmente por la disociación de los módulos, es muy probable que un *monstruo esperanzador* deje descendencia.

El ejemplo implica además una conexión entre la forma y la función. Por mucho tiempo se ha debatido cuál de estos atributos biológicos es causal y cuál es resultante. Es decir, ¿la forma define la función o viceversa? Aunque no sabemos si la metamorfosis se inició como la vemos en la actualidad: al salir del capullo, la mariposa extiende sus alas y vuela hacia las flores. Simultáneamente, con la aparición de las novedades estructurales se aprecian al menos dos comportamientos originales: el vuelo y la alimentación. No hay cuidado parental ni tampoco confusión del rol biológico entre la larva masticadora y el imago libador. Pero la explicación macroevolutiva ofrecida por Evo-Devo presume que las larvas y los adultos correspondientes derivan de un mismo ancestro. En cambio, la teoría de Williamson sobre el origen de las larvas sostiene que estas se formaron por hibridización de linajes.

El paradigma evolutivo Evo-Devo

Esta suerte de acrónimo abrevia lo que en inglés es la Biología Evolutiva del Desarrollo, una amalgama reciente que enfatiza el rol de la ontogenia como proceso fundamental en la concepción evolutiva actual. Los pilares de Evo-Devo se yerguen desde la epigénesis y no desde la genética de la transmisión poblacional.

Haciendo un recuento de hitos pasados que apuntaban hacia el desarrollo, al inicio del siglo XX nacían dos nociones genéticas: los genetistas de la transmisión hereditaria y los embriólogos que estudiaban el desarrollo. En su libro **The Theory of the Gene** (1916), T.H. Morgan sostenía que la genética de la transmisión nada decía respecto a cómo los genes se conectan con el producto o rasgo final. Agregaba que era errado pensar que las leyes de la herencia no eran importantes, pero que la transmisión hereditaria se podía explicar sin hacer referencia al modo en que los genes afectan la ontogenia. Morgan insistía, además, en que no se confundiera el fenómeno de la herencia (que trata de la transmisión hereditaria) con el de desarrollo embrionario, que ocurre principalmente en el citoplasma (Fox Keller, 2002).

Para los biólogos del desarrollo, los cruzamientos solo dan cuenta de la constancia y la variación fenotípica de los rasgos entre progenitores y descendientes. Reclaman, además, que las conclusiones neodarwinianas se basan en principios mendelianos, aunque la evolución requiere analizarse epigené-

ticamente. La tensión implícita entre ambas visiones se observa en las disputas adaptación versus constricción. Los adaptacionistas favorecen la función sobre la estructura, mientras que los ontogenetistas invocan la constricción morfológica sobre la función. Este tipo de debate también ha permeado la sicología, en donde los cognitivistas se asemejan a los biólogos estructuralistas mientras los conductivistas mantienen una visión más funcional.

Pero a pesar de estas diferencias, la mayoría de los biólogos del desarrollo no dudan del rol de la selección natural. Coinciden en que la formulación neodarwinista ha permitido corroborar la hegemonía de la selección natural en adultos que compiten por una mayor ventaja reproductiva y cuyos eslabones intermedios conectan las discontinuidades macroevolutivas. Por su parte, Evo-Devo resalta la importancia de la epigénesis y los mecanismos de control que rigen sobre los cambios macroevolutivos. La macroevolución se explica

Aproximación macroevolutiva a la descendencia con modificación

El objetivo de la biología del desarrollo es comprender las bases genéticas de la diversificación evolutiva y así reconstruir la especificación del destino celular y la historia organísmica. La especificación morfológica a través del eje corporal se produce por la distribución combinada de las proteínas *Hox* que, al modificarse, cambian el contexto que define la forma.

Según el código *Hox,* existen tres mecanismos para la evolución de los planes corporales *(Figura 13-14).*

1) La evolución que condujo al cambio de simetría radial a bilateral está relacionado con el incremento numérico de genes *Hox.*

2) Las mutaciones en los elementos cis-reguladores que controlan la expresión de los interruptores *Hox,* cambian el diseño corporal al modificar la forma y tamaño de los módulos iniciales. La mutación de un interruptor determinado modifica módulos específicos sin alterar otras partes del cuerpo *(e.g.,* la diferencia morfológica que diferencia a un insecto de un crustáceo).

3) Las mutaciones en los genes blanco son más sutiles que las anteriores y no afectan a los interruptores *Hox per se,* sino a las células blanco sobre las cuales ejercen su influencia. Estas mutaciones cambian la geografía embrionaria porque se modifican las fronteras de expresión, sin alterar la integridad funcional de las proteínas *Hox.* Los cambios en el número de apéndices corporales (alas y patas) en diferentes taxa de artrópodos se deben a mutaciones en los genes que son blanco específico del código *Hox.* Baste decir que aunque este modelo de código epigenético no sea totalmente cierto en cada instancia particular, sin duda que explica más parsimoniosamente la evolución animal *(Figura 13-16).*

más parsimoniosamente mediante genes involucrados en la diferenciación ontogenética, que asumiendo sustitución alélica.

El cambio en las frecuencias génicas de poblaciones, viejo indicador del proceso evolutivo, da lugar a cambios en la expresión génica de organismos con arquitectura modular. El nuevo reto de Evo-Devo es desentrañar la estructura y funcionamiento de estas redes genéticas que originan una dinámica extremadamente compleja. El funcionamiento de las redes depende

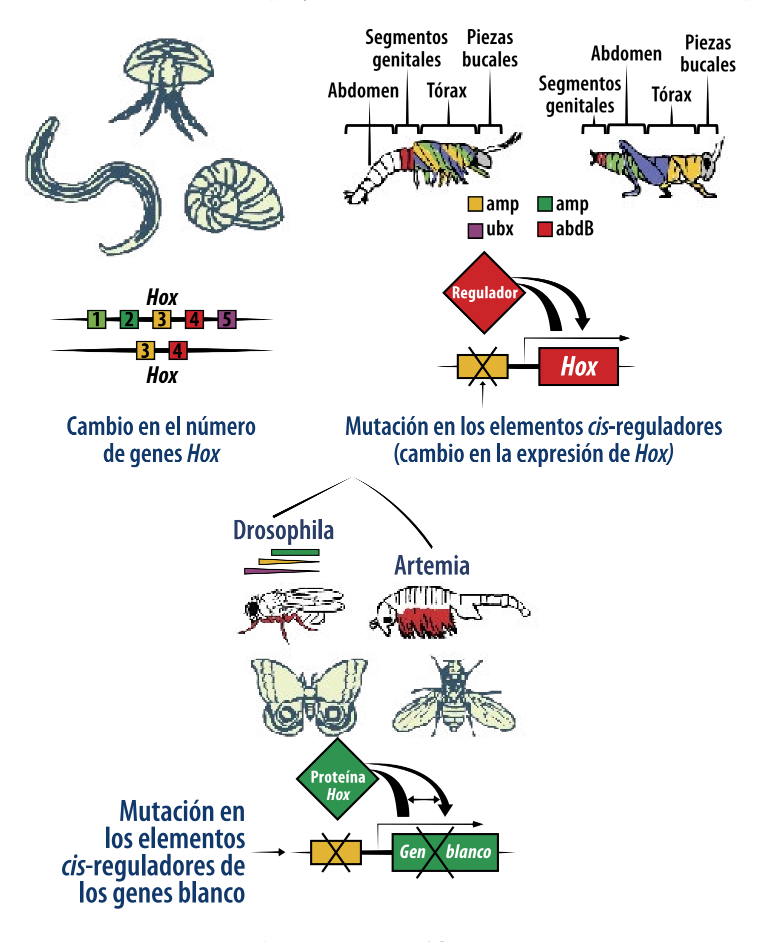


Figura 13-16 El código *Hox*

Se supone que la presencia inicial de los genes *Hox* está asociada con la aparición de la simetría bilateral. Un segundo tipo de modificación del código ocurre por mutaciones en los elementos reguladores en *cis,* que afectan la activación de los genes *Hox.* Un tercer tipo de mutación, que afecte a los genes blanco, también altera el código porque las células no responden a la señal de *Hox.* El resultado neto comprende modificaciones profundas en la forma, presencia/ausencia y número de distintas estructuras corporales de los animales *(adaptada de Gilbert, 2000b).*

de ciertos centros regulatorios nodales en *cis*, que se conectan con otros en *trans*. Por lo tanto, es primordial estudiar las redes de interacción epigenética para determinar sus potencialidades evolutivas.

Los avances en la búsqueda de explicaciones ontogenéticas mecanísmicas contrastan con el trabajo altamente analógico de D´Arcy Thompson (1961), quien también buscaba los principios del desarrollo que explicasen la macroevolución. Para este autor, la evidencia se obtenía por extrapolación del parecido entre organismos vivos y un objeto del mundo físico. Suponía que la matematización haría de la biología una verdadera ciencia. Sin embargo, sus postulados no abundan en formulaciones matemáticas, aunque pretenden ser una explicación matemática de la biología. Su visión no dependía de nuevas fórmulas de cálculo, sino más bien de un formalismo abstracto. Estas abstracciones supuestamente permitirían descubrir las homologías o identidades cuya obviedad estaba opacada debido a que las descripciones oscurecen las ciencias en vez de iluminarla (Fox Keller, 2002).

Para Evo-Devo, los códigos epigenéticos constituyen una fuerza estructuralista sin parangón. Tal es la implicancia de estos hallazgos que, parafraseando la ley biogenética de Haeckel, se sostiene que *la ontogenia crea la filogenia.* Esta nueva concepción conlleva un cambio radical en la comprensión de cómo se construyen los animales con simetría bilateral.

El descubrimiento y alcance de las homologías profundas ha reunificado la filogenia con la ontogenia. La evidencia fósil apoya esta síntesis puesto que la formación de pezuñas en los ungulados o las garras de los carnívoros aparecen simultáneamente en las cuatro extremidades y no consecutivamente. La modularidad ha permitido comprender la diversificación de segmentos y las implicancias macroevolutivas de la epigénesis.

Evo-Devo debe demostrar, entre otras cosas, cómo es que los genes ortólogos activan partes corporales tan distintas. Pero primero hay que comprender el diseño de construcción, para luego entender cómo ocurre la evolución orgánica.

Ahora sabemos que los genes del desarrollo no actúan individualmente como cuentas en un collar de perlas, sino en redes epigenéticas distribuidas en un patrón complejo de actividad. En esta dinámica interactiva, los genes muestran propiedades cualitativamente diferentes a las de la trasmisión hereditaria. Al entenderse la actividad génica en un contexto de redes permisivas/restrictivas, los genes quedan despojados de sus poderes cuasi mágicos. En este contexto, la teoría del *gen egoísta,* heredada de Dawkins, parece surgida por desvinculación entre el concepto de gen y el proceso autorreferente que es parte de su propia definición. El nuevo concepto de gen es relacional y su rol depende del entorno. El gen unitario es una metáfora obsoleta. El análi-

sis empírico resalta las vías epigenéticas, cuyas interconexiones representan el *mapa*, un dominio epistemológico superior al *territorio*, representado por los genes. La comprensión de las redes genéticas provee una visión más profunda y coherente que el nivel génico singular.

En su intento integracionista entre micro y macroevolución, Gould (2002) alude a las propiedades emergentes que se observan en la progresión jerárquica de genes a especies. Para explicar la macroevolución como intrínsecamente diferente a la microevolución, recurre a una analogía basada en la relación especie = individuo. Esta identidad se basa en la aserción de que los atributos vitales de los organismos reales *(i.e.,* nacimiento y muerte) también están presentes en las especies, ya que tienen origen (aparición) y extinción (muerte). De tal forma, asegura una continuidad jerárquica para los individuos en cierto contexto y nivel dado. Pero, aunque las especies (y las poblaciones) se refieren a unidades del mundo natural, no pueden evolucionar por sí mismas pues no son entidades concretas, sino conceptos. Según Bunge (2004), la integración microevolutiva con la macroevolutiva no precisa de analogías entre especies y organismos para asegurar su continuidad y así liberarse del corsé de la selección a nivel individual. La jerarquización gouldiana, basada en las *propiedades emergentes* de las especies, equivale a un modelo de caja negra que describe entradas y salidas, pero no explica el mecanismo causal de las cualidades emergentes de esas especies. Las tendencias evolutivas evaluadas por sesgos de nacimiento o de extinción son descripciones didácticas, pero no especifican su mecanismo causal.

La biología del desarrollo ha demostrado que la evolución se inicia a nivel organísmico individual y desde ese nivel emergen las novedades evolutivas. Pero no crea el lector que, dado el rol importante del ADN, la genética ha sido reducida a la química, ya que esta no puede explicarnos las propiedades morfogenéticas del ADN. En efecto, el ADN está sujeto a un contexto y sus funciones cesan cuando se extrae de las células. Entonces no es el código genético el detonante inicial de la morfogénesis, como se creía antiguamente, sino la epigénesis, aunque todavía no se comprende cómo se percute su acción. Los procesos epigenéticos proveen mecanismos y explicaciones empíricamente demostrables que no requieren analogías. Las redes regulatorias conformadas por genes y proteínas son sistemas de causalidad recursiva *(e.g.,* hiperciclos), que explican las novedades evolutivas. Así, aunque todavía incompleta, la integración Evo-Devo indica que es a nivel individual donde se unifica la biología evolutiva con la biología del desarrollo.

Con toda la complejidad molecular de los procesos epigenéticos, no sorprende al evolucionista que la relación genotipo-fenotipo no sea lineal y, por ende, no extrapolable. La autoorganización y la selección natural actúan

conjuntamente para dar inicio y seguir favorececiendo las propiedades internas autoorganizativas del aparataje ontogenético. Así, se producen sistemas plásticos, adaptables y propensos a evolucionar por generar variación no letal. Al considerar el desarrollo como modular, jerárquico y autoorganizante, Evo-Devo fusiona el atomicismo tradicional con el holismo ontogenético y produce un interaccionismo epigenético de código deconocido (Barbieri, 2003).

Pero la ciencia avanza rápido… Desde la óptica Evo-Devo, la vida tiene propiedades especiales de adaptación al entorno ontogenético inmediato y a los ciclos naturales de largo aliento. Epistemológicamente, la evolución no es un algoritmo ni un concepto disociable de la organización biológica. La diferenciación tajante entre el somatoplasma y el germoplasma, derivada del trabajo de Weismann, mantiene a la biología evolutiva atorada en un dilema: si se acepta la efectividad absoluta de la barrera de Weismann, la mayoría de los procesos epigenéticos son paradójicos y continuarán siendo descritos como *memoria genética*, pero sin referencia al proceso causal, que continúa siendo desconocido. El desafío futuro consistirá en comprender los procesos, aun en etapa descriptiva, que amalgamen la dicotomía entre transmisión hereditaria somatoplasma-germoplasma y los fenómenos epigenéticos.

La reevaluación de la teoría evolutiva ha llevado a una síntesis expandida que requiere un marco conceptual más amplio, como una teoría de la forma (Pigliucci, 2007). Esta teoría expandida debería unificar la teoría génica con la de las formas, para así acomodar los procesos epigenéticos y los no mendelianos. En dicha integración, se espera que la teoría de la complejidad juegue un rol importante, pues no supone linearidad. También requiere que se reevalúen los niveles de selección y se incluya a la ecología como parte de la explicación evolutiva y no como un apéndice ambiental, laxamente descrito (Jablonski, 2000; Pigliucci, 2009). De igual modo, la expansión de la teoría evolutiva debe incorporar los datos y conceptos que surgen de la revolución ómica (transcriptómica, proteómica, metabolómica, etc.). En relación al contexto ecológico de la síntesis expandida (también llamada Eco-EvoDevo), el ambiente se percibe como un agente normal en la producción de fenotipos (Gilbert y Epel, 2009).

Éxtasis y agonía de los genes *Hox*

La conservación de los genes *Hox,* aparte de generar excitación en los cultores de Evo-Devo, también sirvió para definir el concepto de *filotipo,* referido como un conjunto de genes conservados que modelan el eje anteroposterior del cuerpo de los metazoos. Más tarde, su importancia se ha atribuido al número de genes que lo componen, sus secuencias y su regulación como artífices de

la diversificación de los planes corporales. Estos genes muestran una organización especial, formando un conjunto de nueve genes en *Drosophila* y 39 en los mamíferos. Ellos exhiben colinealidad espacial y temporal, de modo que los genes en un extremo del conglomerado se expresan para diseñar el polo anterior del embrión, mientras que los del otro extremo dirigen el diseño del polo posterior. Pero el mecanismo molecular que subyace a la colinealidad no se conoce, ni tampoco los procesos evolutivos que produjeron la arquitectura y diseño de los conglomerados (García-Fernández, 2005).

En 1998 se propuso la existencia de un conglomerado *ProtoHox* (con dos o cuatro genes) que se habría duplicado durante la explosión del Cámbrico, cuando aparecieron los grupos mayores de protostomios y deuterostomios, pero antes de la divergencia entre los Cnidaria y los animales tripoblásticos. Posteriormente, se descubrió un grupo de genes asociados a ellos, denominados Para*Hox,* que han complicado aun más el panorama de duplicación inicial, generando distintos escenarios evolutivos altamente especulativos. Pero, además, los biólogos del desarrollo no defienden ni ligan la trascendencia evolutiva de la poliploidización en la generación de los phyla. Es decir, poliploidía y macroevolución irían de la mano… pero no se habla sobre el asunto, aunque se utiliza el argumento.

El orden espacial de expresión del conglomerado *Parahox,* a lo largo del eje corporal, también muestra colinealidad espacial, aunque no en todos los tejidos. Se cree que este conglomerado es un parálogo antiguo (es decir *evolutivamente hermano*), sea lo que sea que implica esa aserción, del conglomerado *Hox* previamente originado por duplicación. Se presume que la expresión coordinada de los genes *Hox* se debe a los cambios estructurales altamente dinámicos de su cromatina circundante. Así, su organización regulatoria implicaría un gran número de elementos de control epigenético.

Inicialmente, se pensaba que el grupo basal de *Hox* en los vertebrados habría estado conformado por 13 genes, aunque los análisis posteriores revelaron 14. Curiosamente, el análisis filogenético de los *Hox 9* a *13* (o *14)* no correlaciona este último gen con el resto, debido a múltiples politomías. Esta incapacidad de explicar la falta de correlación en el diseño se denomina elegantemente *flexibilidad posterior.* Sus causas no son claras y se atribuyen a que *las constricciones selectivas se habrían diluido* (Ferrier y cols., 2000). En verdad, decir que la falta de diferenciación se originó por *dilución de la diferenciación* es un argumento especular, absurdo, carente de contenido informativo.

El análisis de los genes *Hox* en braquiópodos y priapúlidos también señala politomías groseras, ya que ninguno de sus genes posteriores puede ser relacionado con sus homólogos en los deuterostomios. Por lo tanto es imposible

saber si se originaron por duplicaciones independientes en cada clado, o si todos los *Hox* posteriores se heredaron del ancestro común (De la Rosa y cols., 1999). Nótese que no todos los ecdisozoos tienen aquellos genes que los definen y muchos de ellos no muestran claras relaciones de ortología, o se identificaron tentativamente a partir de la amplificación de pequeños fragmentos. La falta de comprensión se traduce en el uso reiterado del ancestro común. Pero si la morfología y la poliploidía están causalmente conectadas, hablar de ancestría común es peligroso. Los alotetraploides tienen dos ancestros comunes diploides.

La colinealidad anteroposterior, descrita inicialmente como un ordenamiento propio de los bilaterios, ha servido para comprender la estructura y función del genoma. Sin embargo, la proposición inicial dista mucho de ser una regla en los animales marinos. Por ejemplo, el patrón *Hox* anteroposterior del gusano nemertino *Micrura alaskensis* (de desarrollo indirecto) se manifiesta en el juvenil pero no en su larva (*pilidium*). Esta se desarrolla en el plancton con un plan corporal muy diferente del juvenil que le sigue. Asombrosamente, el juvenil se desarrolla dentro de la larva, a partir de rudimentos discretos. Su orientación con respecto a la larva difiere de tal manera que no comparten el mismo diseño. Todo indica que los genes *Hox* no diseñan todo el cuerpo juvenil del nemertino. Por el contrario, la región posterior se desarrolla de unos discos imaginales del tronco. El patrón *Hox* de la larva no es compartido con ninguno de los estados adultos ni durante los primeros estadios. Debido al desacople entre el diseño del adulto y la larva, su expresión sugiere que el cuerpo larval representa una *inserción ontogenética* dentro de un programa de desarrollo más directo (Hiebert y Maslakova, 2015). Esta inserción podría deberse a la existencia de dos programas del desarrollo, aunque no se aventura nada al respecto. El origen de las larvas mediante hibridización de linajes podría dar cuenta de esta paradoja *(p 442).*

En los equinodermos también se ha desintegrado la colinealidad, porque el adulto está altamente modificado y el patrón de expresión de los *Hox* es difícil de relacionar con el de otros bilaterios. La simetría pentarradiada del erizo *Strongulocentrotus purpuratus* se genera al final de la embriogénesis, mediante un proceso único que ocurre dentro de los tejidos imaginales que forman un grupo celular separado, en el tejido larvario (Arenas-Mena y cols., 1998). Solo dos de los 10 genes *Hox* participan en todo el proceso de embriogénesis. Así, mientras que la larva parece no requerir la expresión del conglomerado *Hox*, el desarrollo del adulto sí lo requiere. Los autores concluyen que el desarrollo indirecto es la forma ancestral del desarrollo de los bilaterios, y que estos mecanismos darían luces acerca de las disparidades morfológicas propias de la evolución precámbrica. Pero también bien podría haber otra

explicación, como la simbiogénesis o la fusión de linajes propuesta para el origen de las larvas.

Así, aunque los bilaterados están relacionados por compartir los genes *Hox*, su organización genómica es problemática, por decir lo menos. En algunas especies no relacionadas, los *Hox* forman conglomerados y parecen encajar bien con la interpretación clásica, mientras en otros no se observa nada de lo anterior. Pero a partir de hipótesis *ad hoc* e inferencias especulativas, la interpretación está colmada de pérdidas, ganancias o duplicaciones en tándem de algunos genes específicos. Es decir, del resultado se infiere una supuesta causa implícita que tampoco expande la comprensión del proceso subyacente.

En este contexto cabe destacar que el gen *Shx*, relacionado con los *Hox* y que se encuentra entre *pb* y *zen*, en los lepidópteros, ha experimentado duplicaciones independientes en tándem (2, 4, u 11 veces), un fenómeno no reportado en ningún otro insecto hasta la fecha. La explicación esbozada al respecto sugiere que estas duplicaciones estarían relacionadas con la transición desde funciones embrionarias a las extraembrionarias en los insectos. Para ello se apoyan en que los cuatro genes *Shx* tienen diferentes patrones de expresión espacio-temporal durante el desarrollo temprano de la mariposa. Además, se presume que los distintos mecanismos regulatorios estarían menos integrados en el desarrollo, de tal manera que las duplicaciones en tándem habrían incrementado la dosis de transcriptos (Ferguson y cols., 2014). Note el lector que esta interpretación representa una argumentación *post hoc,* pues alude a la expresión de los genes (el resultado) durante el desarrollo para inferir el origen del fenómeno molecular subyacente.

Como colofón, podemos decir que las investigaciones recientes coinciden en que el ancestro de los bilaterios tenía una familia de *Hox* organizada en conglomerados. Subsecuentemente, su organización se mantuvo o se perdió debido a divergencia funcional más que a duplicación génica (De la Rosa y cols., 1999; Pascual-Anaya y cols., 2013; Ferguson y cols., 2014). Lamentablemente, estas conclusiones se derivan desde la estructura y no entregan mayor claridad sobre las causas del fenómeno. La pregunta acerca del porqué de esa tendencia a ordenarse tan peculiarmente, tiene un explicación que radica en las restricciones o facilitaciones de la cromatina para ordenar el mapa. La respuestas al problema tienen un componente citogenético importante, que nadie considera como proceso. Todos ven las señales, pero no el origen de las mismas.

La organización más pulcra de los conglomerados *Hox* se encuentra en los vertebrados, pero también las conclusiones apuntan a un escenario inferencial de pérdidas y ganancias, causalmente ligado a la disparidad morfológica responsable de la amplia diversidad animal (Pascual-Anaya y cols., 2013). Es-

ta explicación se basa en solo una clase de equinodermos y solo dos especies de cefalocordados. Con respecto de los urocordados, se ha reportado desintegración de su conglomerado y pérdida del conglomerado *HoxC* en los elasmobranquios.

Respecto de los acelomorfos, primero fueron clasificados como platelmintos, pero actualmente se los considera un grupo ancestral en la base de los bilaterios, o bien como el grupo hermano de los ambulacrados, dentro de los deuterostomios. En esta última asignación, *Xenoturbella* encaja bien como grupo ancestral con sus cuatro genes *Hox*. Pero también se reporta la enigmática perdida del conglomerado *Hox4* en todos los equinodermos y un desarreglo notable en el número de genes anteriores, medios y posteriores del grupo. Finalmente se concluye que el ancestro común de los cordados habría tenido tres genes *Hox* posteriores, a partir de los cuales se habría ido originando el resto, hasta llegar a los 15 que actualmente se reconocen para amphioxus. No obstante, algunos de sus genes sugieren un origen independiente a partir de dos elementos ancestrales posteriores (Pascual-Anaya y cols., 2013). Todo este panorama no hace sino mantener la paradoja, detectada hace años, de que los vertebrados, como grupo más reciente, son los que mejor han mantenido la configuración ancestral inicial; ello a pesar de las drásticas modificaciones que ha experimentado su plan corporal a partir del *Bauplan* de los cordados iniciales. Como sugerencia se plantea que deberían considerarse simultáneamente otros mecanismos de la evolución de los genes *Hox*, sus constricciones biológicas subyacentes y modos alternativos de desarrollo de los animales en consideración (Duboule, 2007). Otra sugerencia es aumentar el número de taxa por phylum y ligarse los eventos de poliploidización o duplicación genómica con las expansiones/retracciones observadas. El esquema clásico supone ancestría común y, al menos en los vertebrados, las dos o tres rondas de duplicación genómica contradicen el uso masificado del concepto de ancestro común, derivado de la visión neodarwiniana. Parece necesario repensar esta tesis, porque tanta inconsistencia indica que el modelo no puede dar cuenta de los fenómenos que se han descrito.

Evolución de los rasgos complejos

No existe consenso sobre el origen genético-evolutivo de las novedades representadas por rasgos complejos. Los gradualistas sostienen que la divergencia ocurre por ganancia o pérdida paso a paso de uno o pocos genes, como en el caso de la adaptación pigmentaria de roedores (Hoekstra y Coyne, 2007). Sin embargo, la vía metabólica de los cambios de pigmentación es simple y no corresponde a una novedad evolutiva propiamente tal, por más que la desta-

quen en esa dirección. Más bien se trata de una adaptación cromática a un nuevo ambiente. Por otro lado, quienes sostienen una visión sistémica de la regulación organísmica (Davidson y Britten, 1979) subrayan la modificación de las vías genéticas regulatorias complejas y cambios en la identidad de diferentes tipos celulares mediante alteraciones genómicas drásticas (Feschote, 2008). Bajo este prisma, el origen de los grandes grupos zoológicos correspondería a un patrón de organización morfogenético basado en procesos regulatorios similares a los que se ven hoy día en los invertebrados marinos (Davidson y cols., 1995). Sostienen además, que las modificaciones regulatorias precámbricas habrían generado las disparidades animales que vemos hoy día. Sin duda que las disparidades morfológicas tienen un trasfondo en la genética molecular del desarrollo. Por ello, es lamentable que no se ahonde más al respecto ni se proponga un proceso biológico que inicie el recableado de las vías regulatorias. Dicho proceso debería explicar además de las disparidades, la transición de simetría radial a bilateral y el desarrollo directo al indirecto. Sería interesante entender cómo ese modelo regulatorio explicaría la transición de simetría radial a bilateral o desde el desarrollo directo al indirecto.

En relación a las larvas, los ejemplos que Davidson muestra en equinodermos y poliquetos son consistentes con el postulado inicial de control regulatorio. Lamentablemente, no se adentra en las paradojas morfológicas ni filogenéticas que rodean al origen de las larvas, cuyo desarrollo indirecto no es sino un sistema de soporte desde el cual se proyecta el adulto. Tampoco indaga en los factores regulatorios que percutieron la enorme y súbita aparición de los planes morfológicos dispares del Cámbrico, o la radiación de los mamíferos. El advenimiento de los procesos del desarrollo, capaces de generar las distintas morfologías de los macrometazoos, habría agudizado las presiones selectivas de modo que los posibles *Bauplan* habrían sido limitados. Los vencedores en esta contienda habrían incluido a los planes corporales actuales y algunos otros que no sobrevivieron. Aunque las ideas contrastan fuertemente con las de Gould sobre el origen y devenir de la fauna de Burgess Shale, el tema no se menciona. En síntesis, la plasticidad regulatoria del desarrollo y una buena narrativa basada en la selección, explicarían por sí solas el *tempo* y *modo* de la evolución de los planes corporales. Como ya se ha enfatizado, esta interpretación no se funda en un proceso biológico causal que altere la plasticidad del desarrollo.

Los mamíferos constituyen un modelo ideal para estudiar el origen de un rasgo tan complejo como la viviparidad a partir de ancestros ovíparos. Recordemos que los monotremas ponen huevos y los marsupiales poseen una rudimentaria placenta coriovitelina. Por su parte, los euterios han desarrollado una compleja placenta corioalantoidea, además de comunicación ma-

terno-fetal, deciduación e inmunotolerancia. Las bases moleculares de esta transición se han indagado mediante comparación del transcriptoma de los tetrápodos para así trazar la trayectoria evolutiva de la expresión génica uterina asociada al origen de la preñez.

Para ello, se estudiaron miles de elementos cis-regulatorios de mamíferos, involucrados en la deciduación del endometrio. También se realizó análisis de antiguos elementos transponibles de mamíferos, involucrados en la identidad de las células del estroma. Los datos señalan que la preñez de los mamíferos euterios evolucionó a través del reclutamiento (13%) y pérdida de antiguos genes que se expresan en un nuevo tejido por coopción en células del endometrio y del estroma. Estos transposones tienen la huella genética de los intensificadores, aisladores y represores y se unen directamente a factores de transcripción esenciales para la preñez. En forma coordinada regulan la expresión génica en respuesta a la progesterona y al cAMP (Lynch y cols., 2011). Sorprendentemente, esta vía evolutiva habría evolucionado a partir de secuencias de ADN derivadas de antiguos transposones. Mediante nuevos circuitos, los transposones habrían cooptado hacia elementos cis-reguladores que responden a hormonas y que se encuentran repartidos en distintas partes del genoma (Lynch y cols., 2015). Es decir, las redes regulatorias habrían experimentado un recableado a gran escala.

Es sabido que existe un gran contraste entre el ARNm de diferentes tejidos y de embriones en distintos estados del desarrollo. Sin embargo, las secuencias codificantes, para los genes que no se expresan celularmente, están presentes en el ARN nuclear. Por lo tanto, se supone la existencia de un conjunto adicional de secuencias no traducidas (como el ADN repetitivo) en la regulación de la expresión génica (Davidson y Britten, 1979).

Con respecto la vagina y el útero de los mamíferos placentados, su origen se basaría en nuevos enlaces regulatorios del desarrollo. En efecto, la evolución de elementos cis-reguladores como también de nuevas interacciones proteína-proteína, provenientes de los factores de transcripción, señalan esta doble causalidad en los linajes basales. La evolución de los genes *Hox*A-11 y *Hox*A-13 demuestra que son esenciales para formar el tracto reproductivo, su desarrollo y función. Por otro lado, las sustituciones aminoacídicas que afectan a los residuos de superficie de las proteínas, son consistentes con el rol que se espera de una interacción proteína-proteína, para explicar la evolución de estos nuevos caracteres (Lynch y Wagner, 2008).

Clásicamente se ha aceptado que los cambios genéticos responsables de la evolución morfológica ocurrirían mayoritariamente en elementos cis-regulatorios de *loci* pleiotrópicos preexistentes (Carroll, 2008). Bajo este modelo, la forma del individuo evolucionaría por alteraciones en la expresión de proteí-

nas conservadas funcionalmente. Sin embargo, no existe claridad respecto al tipo de cambios ni si estos se producen en pequeña escala. Al respecto, se ha visto que los cambios proteicos en enzimas y receptores en varias vías de pigmentación son importantes para la coloración de la piel de los mamíferos y el color de las flores (Hoekstra y Coyne, 2007). Pero por otro lado, los datos transcriptómicos comparados han evidenciado la reorganización de la expresión de cientos o miles de genes durante la evolución de un nuevo tipo celular en los mamíferos (Lynch y cols., 2015). Aun más, se requiere la integración de señales externas para generar el patrón específico de expresión de un determinado tipo celular. Por consiguiente, la evolución de nuevos rasgos requiere otros mecanismos, aparte de las mutaciones que afecten a los elementos cis-reguladores existentes. Además, los mecanismos responsables del origen de un carácter son esencialmente diferentes de los mecanismos que los modifican.

Los estudios clásicos sobre la evolución de la regulación génica sugirieron que los elementos transponibles son importantes en el origen de nuevas redes regulatorias. Ellos llevan consigo un conjunto de sitios de unión para factores de transcripción que, cuando se integran en el genoma, pueden transformarse en promotores alternativos de genes cercanos o bien en elementos intensificadores o aislantes. Estos últimos son secuencias de ADN que limitan la activación de la cromatina al unirse a complejos nucleoproteicos en diferentes segmentos. En esta línea, el promotor placenta-específico de los primates (*CYP19*), el intensificador uterino específico de la prolactina y numerosos sitios de unión para la proteína *suHw* en *Drosophila*, se derivan de elementos transponibles. Igualmente, estudios de genomas completos han señalado que aproximadamente 8% de los promotores y al menos 5,5% de las regiones no codificantes, conservados en mamíferos, se derivan de elementos transponibles, indicando su importancia en la modulación de la regulación génica (Wagner y Lynch, 2010).

La especificidad funcional de los factores de transcripción está parcialmente determinada por el dominio de unión al ADN. Estos dominios intervienen en la interacción entre los factores de transcripción y sus sitios de unión. Pero en algunos casos esta afinidad no es suficiente para explicar dicha especificidad. En tales casos, la afinidad se logra por asociaciones cooperativas con otros factores de transcripción o ARN no codificante (Lynch y Wagner, 2008). La formación de estos complejos es un factor destacado en la integración convergente entre vías señalizadoras que desencadenan una respuesta transcripcional unificada. Por ejemplo, en la preparación para la preñez, la diferenciación del estroma de las células del endometrio depende de la integración de señales de las hormonas esteroidales (estrógeno y progesterona)

y de la vía *PKA* por medio del *AMP-c*. Así, cada vía señaliza para distintos factores de transcripción que intervienen en una respuesta transcripcional específica. En el caso de la progesterona, los factores de transcripción son el receptor de la progesterona (*PGR*) y el gen *HoxA-11*, aunque también hay un efector inmediato que colabora en la formación de un complejo proteico que regula activamente la expresión génica de las células blanco.

Teniendo en cuenta este sustrato mecanicista, la evolución adaptativa de los factores de transcripción a menudo está asociada con las novedades evolutivas, pero no juegan un rol determinante en la modificación de las partes ya existentes. Por ejemplo, el reclutamiento del factor *HoxA-11* hacia una red regulatoria génica de las células del estroma endometrial, se ha logrado a través de sustituciones aminoacídicas que permitieron colaborativamente la activación de genes blanco. Entonces, se postula que la evolución de las nuevas interacciones proteína-proteína (de los factores de transcripción) posiblemente sean parte integral del origen de las novedades evolutivas. Además, las interacciones proteicas son esenciales para coordinar la expresión de genes blanco en respuesta a múltiples señales de entrada. Esta dinámica regulatoria ocurre en una forma que no puede llevarse a cabo solamente por la acción de elementos cis-reguladores (Lynch y Wagner, 2008).

Emergencia, sistemas complejos y origen de la vida

El concepto de *emergencia* es una categoría ontológica que se refiere al origen de novedades cualitativamente diferentes. El origen de la vida, en mi opinión es la novedad evolutiva más trascendente que podamos imaginar. Bajo este prisma, la vida emerge desde sus raíces quÍmico-físicas y se articula con la emergencia de los sistemas complejos.

Tradicionalmente se habla de emergencia al referirse a la formación de un árbol a partir de una semilla, o de una ballena a partir de un cigoto. Estos ejemplos llevan implícito el rol de la epigénesis, que da como resultado la formación de organismos cuyas propiedades son mucho más complejas que el componente celular inicial. Algunos investigadores creen que las propiedades emergentes equivalen a una suerte de oscurantismo científico, asociado con la imposibilidad de comprender las totalidades mediante el análisis de sus componentes e interacciones. Pero en verdad, no es un misterio que las totalidades resultantes de la combinación de unidades inferiores poseen propiedades diferentes a las de sus elementos constituyentes. Como el todo es más que la suma de las partes, los atributos de las parcialidades solo pueden entenderse en el contexto de una *totalidad* mayor. De allí que el gradualismo y el saltacionismo se consideren inapropiados para analizar las emergencias porque, al esquivar los niveles de análisis, desembocan inevitablemente en callejones sin salida. Para enfatizar aun más esta situación, baste decir que los genetistas del comportamiento han buscado infructuosamente una relación causal directa entre los genes y la inteligencia, la esquizofrenia o el alcoholismo. Pero este fracaso no se debe a la ausencia de relación, sino a la

aproximación reduccionista que se aplica a los estudios moleculares. Como los genes no funcionan separadamente, sino mediante sistemas definidos por redes de interacción recursiva, deben estudiarse bajo esta óptica. Otra falacia habitual en este tipo de discusiones se basa en la suposición de que la equivalencia funcional señala la identidad de dos sistemas, como lo ejemplifica el enfoque computacional de la mente.

Tradicionalmente, las propiedades emergentes se han tratado de explicar mediante modelos del tipo caja negra. Pero como las explicaciones funcionales son solamente descriptivas (no explicativas), los biólogos enfrentan serios desafíos al tratar de explicar la epigénesis en términos de genes y selección natural. Tomemos, por ejemplo, la formación del ojo de los vertebrados. Su aparición está regulada por ciertos genes cuyas proteínas hacen posible determinados procesos. Así, la formación de extremidades se presume regulada genéticamente, de modo que la selección natural sería responsable de la diferencia entre la mano del hombre y la aleta de la ballena. Pero la diferencia morfológica entre ambas estructuras yace en la novedad emergente de diferenciación celular, por patrones de crecimiento distinto y apoptosis diferencial.

Los genes y las proteínas permiten sintetizar componentes esenciales, mientras que la selección permite/restringe su mantención; pero *ninguno de ellos crea nada.* La ciencia aun desconoce cuáles son los mecanismos del autoensamblaje nucleotídico que hicieron surgir los genes. Es insuficiente decir que se trata de *plantillas* y transferencia de *información*, porque esos conceptos no son sino herramientas didácticas, sin capacidad explicativa. De allí que los cultores de las teorías de la complejidad sospechen de las pretensiones de universalidad de toda explicación científica basada en genes y selección natural.

Una forma de descubrir los mecanismos que hacen funcionar un sistema biológico es buscar sus funciones específicas o particulares, teniendo en cuenta que las explicaciones científicas deben ser específicas, y proponer modelos de funcionamiento que amplíen la comprensión del fenómeno estudiado. El mecanicismo busca mecanismos, entendidos estos como el conjunto de procesos de un sistema dinámico que permite o impide cambios cualitativos. Por lo tanto, para explicar X hay que proponer el o los mecanismos causales del surgimiento, mantención y destrucción de X. Así, mientras no se analicen los mecanismos específicos ni se sinteticen los resultados poniéndolos en un contexto más amplio, no se puede pretender haber comprendido dicho proceso.

El estudio de la emergencia está aun en pañales. Hasta la fecha no hay ninguna teoría aceptada que explique coherentemente *(e.g.,* sin hipótesis *ad hoc*) cómo emergieron los organismos a partir de componentes abióticos o cómo

advinieron las capacidades cognitivas. No hay explicaciones que lo abarquen todo. La emergencia se produce de diferentes maneras. Cuando se entiende el proceso, se explica el comportamiento del sistema y sea lo que sea que emerge, siempre lo hace a partir de algo preexistente. Recordemos que, según el principio de conservación de la energía, *ex nihilo nihil fit* (nada surge de la nada). Por lo tanto, afirmar que la evolución obedece a la acción de un creador, es una descripción, no una explicación científica.

Uno de los principios básicos de la organicidad señala que las propiedades de un nivel de complejidad no pueden remitirse directamente a sus constituyentes, sino que se generan por las interacciones de sus partes. Estas propiedades, que no son parcialidades sino que responden a la interacción de las partes, se denominan *propiedades emergentes* (Bunge, 2004). Pero la emergencia también puede ejemplificarse en otras disciplinas. Por ejemplo, las características del estado líquido se producen a un nivel superior que el de sus moléculas. Igualmente, nuestros recuerdos ocurren a un nivel superior que el de las simples neuronas y sus sinapsis. La conciencia, por lo tanto, es un fenómeno emergente cuyo nivel e integración sistémica se basa en los elementos neuronales de un nivel inferior. Pero no todas las propiedades emergentes conducen a la organicidad. El lenguaje sirve como una excelente analogía *(p 649).*

El rol de la epigénesis da como resultado la formación de organismos cuyas propiedades son mucho más amplias y complejas que el componente celular inicial. Las neuronas logran que el individuo vea su propia imagen o entienda el lenguaje, fenómenos que corresponden a propiedades emergentes de la interacción neuronal que conduce a la aparición de la autoconciencia.

El origen de la vida está íntimamente relacionado con el concepto de emergencia (Weber, 2008, 2010). Ni el gradualismo ni el saltacionismo pueden analizarla porque, al evadir los niveles de análisis, generan avenidas sin explicación plausible. En efecto, las redes regulatorias de genes y proteínas forman hiperciclos de causalidad recíproca e informacionalmente tautológicos (Eigen, 1971, 1978, 1992). Además, si la evolución es emergente, sus bases no deben buscarse en la selección de variantes aleatorias, sino en el potencial creativo de la epigénesis. El desarrollo y sus mecanismos son sin duda centrales en el problema de la novedad evolutiva, ya que los cambios filogenéticos de la morfología necesariamente requieren cambios en la ontogenia (Balon, 2004). Gilbert (2010) sostiene esta misma idea, subrayando que los genes funcionan mediante redes de interacción recursiva, de modo que es imposible explicar la epigénesis en términos lineales de genes y selección natural.

Las diferencias entre la mano de un simio y la aleta de una ballena yacen en la novedad emergente de diferenciación celular, crecimiento y apoptosis. Los genes y las proteínas sintetizan componentes esenciales para esas nove-

dades y la selección las permite o restringe, pero no las explica: solamente las describe. El detonante inicial del desarrollo no sería el código genético sino la epigénesis, con los sARNs como detonantes fisiológicos. Según Woese, la unidad fundamental que emerge de la vida es la célula. El organismo está formado por millones de esas unidades celulares que forman tejidos y órganos.

Como las vías genéticas y epigenéticas son estructuralmente redundantes, la causa y el efecto de sus componentes procede por retroalimentación recursiva y no como efectos derivados de aditividad lineal del rasgo (Longabaugh y Bolouri, 2006; Davidson y Levine, 2008; Erwin y Davidson, 2009). Pero aunque la integración Evo-Devo está incompleta, su estudio espera desentrañar los códigos epigenéticos de los organismos y unificar la biología evolutiva con la del desarrollo, restableciendo el concepto de *organismo* a la teoría evolutiva (Gould, 1980).

Análogamente, se puede explorar la complejidad química que condujo a la vida y su biosemiosis si la conceptualizamos como un proceso bioquímico emergente desde una proto-bioquímica, que a su vez emergió a partir de la química orgánica y la geoquímica primitiva. Filosóficamente entonces, la emergencia de la vida, la selección natural y la biosemiosis concomitante, serían el resultado de principios naturales profundos, derivados de la dinámica de los sistemas complejos (Weber, 2009). Parece conveniente que la teoría evolutiva incluya el origen de la vida dentro de sus búsquedas, en vez de sentirla ajena a su dominio fenomenológico, independientemente de si la aproximación sea o no reduccionista. Darwin (1859) esquivó esta pregunta toda vez que enfatizó la descendencia con modificación por selección natural, poniendo la búsqueda del origen de la vida entre paréntesis al decir *how a nerve becomes sensitive to light hardly concern us more than how life itself originated.* Con todo, a medida que se profundiza en la comprensión de la emergencia de la vida debido a las modificaciones de sus presunciones básicas, debería articularse adecuadamente la interacción entre la autoorganización y los principios selectivos (Weber, 2011). Personalmente, le agregaría el lamarckismo y la hibridización como búsqueda de una nueva *weltanschauung* que nos libere de las paradojas o sinsentidos.

Vida primigenia

Entre las hipótesis más populares acerca del origen de la vida está la del *Mundo ARN,* que postula un inicio a partir de macromoléculas autorreplicantes de cadena simple (Freeland y cols., 1999). La noción del ARN, como molécula inicial, sugiere que los primeros biocatalizadores no se generaron a partir de proteínas, sino de un ARN o polímero parecido, con capacidades autoca-

talíticas. Tal suposición se basa en que el ARN puede sintetizar fragmentos cortos usando una plantilla que dirige el proceso. La autocatálisis también puede promover la formación de péptidos, ésteres y asociaciones glicosídicas. Se postula que este ARN inicial se asoció con metales, pirimidinas, aminoácidos y otros cofactores. A medida que el metabolismo se complejizaba, el ARN habría desarrollado la capacidad de sintetizar polipéptidos que servían como cofactores sofisticados. Estos cofactores (aun existentes) a menudo llevan un nucleótido de ARN adicional que no tiene funciones obvias. Se sostiene que estos cofactores se originaron cuando el ARN aun no tenía asociación con el ADN o las proteínas. Los remanentes actuales de estas ribozimas ancestrales persisten como nucleótidos dentro de varios cofactores, como el NAD, NADPH, FAD, coenzima A, coenzima B, ATP y S-adenosilmetionina (Orgel, 2002).

Al transcurrir el tiempo, el ARN habría sido reemplazado por el ADN en su función de polímero genético. Simultáneamente, las proteínas habrían reemplazado al ARN como biocatalizador principal. Sin embargo, la transferencia catalítica no ha sido total porque el ARN aun tiene un rol primordial en la síntesis proteica, ya que incluso interviene en la catálisis de la transferencia peptídica. La hipótesis también sostiene que las protocélulas habrían desarrollado un tipo de membrana lipoproteica externa y habrían sido capaces de efectuar metabolismo energético. Pero hay muchos obstáculos para formar ARN a partir de un caldo nucleotídico. Por eso algunos científicos sugieren que podría haber aparecido previamente una molécula replicante más simple que el ARN, mientras otros sostienen que esas formulaciones *ad hoc* no tienen relación con el origen de la vida (Bartel y Unrau, 1999).

La vida se distingue por un alto grado de organización que corre en dirección opuesta a la segunda ley de la termodinámica. Por lo tanto, se requiere un límite de separación entre lo viviente y lo no viviente para que las fuentes de energía dirijan el proceso. ¿Pero de dónde se obtuvo la energía para llevar a cabo este metabolismo primitivo?

Una hipótesis sostiene que la vida inicial podría haber surgido de los ciclos metabólicos y que las moléculas autorreplicantes son posteriores al metabolismo. Bajo esta hipótesis se requiere la formación de una red de reacciones químicas que aumenten en complejidad y se adapten a los cambios del ambiente. Para formar un ciclo, la fuente de energía habría provenido de una reacción óxido-reducción que convertía minerales en moléculas orgánicas. Se postula que si un cambio ambiental inhibía las reacciones del ciclo se habrían explorado otras vías, como la incorporación de un catalizador. Además, para que esta red se mantuviese, debería haber extraído carbono del ambiente más rápidamente que su pérdida por difusión o por reacciones secundarias. Por ejemplo, se podría haber utilizado el hierro para transferir electrones, un

atributo que prácticamente comparten todos los organismos vivientes. Otra forma de obtener energía son los ventiladores hidrotermales de los fondos marinos, con aguas muy calientes. Este escenario sugiere que el sulfuro ferroso y el hidrógeno sulfurado habrían formado piritas (FeS_2) e hidrógeno (Edwards, 1998). Si estos elementos fueron los que suministraron la energía libre para la reducción del CO_2, la vida podría haberse habría originado sobre superficies rocosas con sulfatos de hierro y, por lo tanto, nunca habría existido la supuesta *sopa primitiva* (Orgel, 1998).

No hay evidencias directas ni concluyentes de cómo se formaron las primeras protocélulas. El paso desde la polimerización hacia la formación de macromoléculas replicativas, como asimismo de una membrana que separase el *metabolismo incipiente* del ambiente externo, son solo inferencias. Posiblemente la interfase semipermeable que caracteriza a las células pudo haberse formado alrededor de gotas de coacervados y así explicar el origen de los liposomas en ambientes líquidos. Un problema no resuelto por esta hipótesis es cómo se formaron las moléculas autorreplicantes; porque aunque el metabolismo anteceda a las moléculas auorreplicantes, su complejización no da ningún indicio de cómo se formaron los ácidos nucleicos. Además, si los ácidos nucleicos se originaron externamente, se requiere un mecanismo inexplicado de incorporación hacia las protocélulas. Por lo tanto, el origen de la vida sigue siendo un misterio, aunque las hipótesis están mucho más circunscritas que hace 50 años.

En la búsqueda de causas naturales para comprender el origen de la vida, Stanley Miller junto a Harold Urey llevaron a cabo, en 1953, un ingenioso experimento *(Figura 13-17).* La idea consistía en demostrar que las primeras moléculas orgánicas pudieron haberse producido a partir de descargas energéticas y componentes químicos simples, presentes en la tierra *(i.e.,* gases atmosféricos en presencia de una fuente energética). Simulando en el laboratorio las supuestas condiciones terrestres iniciales, diseñaron un simple e ingenioso experimento que permitiese obtener moléculas orgánicas relevantes para la vida. A fin de contar con un reactor evolutivo que cumpliera estas expectativas, se construyó un aparato de vidrio compuesto por un matraz con agua que simulaba los océanos primitivos, y luego se lo sometió a una fuente de calor para simular la evaporación provocada por la energía solar. Conectado al matraz con agua había otro, vacío, donde se generó una supuesta atmósfera primitiva formada por metano, amoníaco, hidrógeno y vapor de agua. Un condensador simulaba la lluvia que enfriaba los gases producidos. El condensador tenía dos electrodos capaces de generar hasta 60.000 V. Se esperaba que estos electrodos creasen radicales libres, aptos para reaccionar entre sí y formar moléculas más complejas. Las chispas producidas por las

descargas eléctricas simulaban los supuestos rayos atmosféricos primitivos. La parte inferior del aparato tenía forma de U para evitar que el vapor de agua fluyera en sentido inverso al deseado. Luego del experimento, se recobraron trazas de macromoléculas más complejas y de algunos aminoácidos primordiales (glicina, D-alanina, L-alanina, ácido aspártico y ácido amino-n-butírico). También se demostró que la vía principal para formar los aminoácidos *(i.e.,* glicina y adenina) es mediante aldehídos, ácido cianhídrico y amonio. Más tarde se demostró que el cianoacetileno era una fuente probable para la formación de las bases pirimídicas, uracilo y citocina. Este hallazgo significaba que los azúcares podían formarse fácilmente a partir del formaldehído y que aunque el modelo es muy básico, tuvo capacidad explicativa, al menos para los estándares del siglo XX (Orgel, 1998). Actualmente, se lo considera demasiado elemental e incluso incorrecto. Sin duda que la vida en la tierra apareció cuando el planeta tenía una atmósfera muy distinta de la actual. La luz ultravioleta, las descargas eléctricas, etc., son fuentes de energía no biológica de naturaleza más destructiva que generativa. Por lo tanto, las condiciones que dieron origen a la vida deberían haber sido las mismas que la mantienen (Woese, 1979).

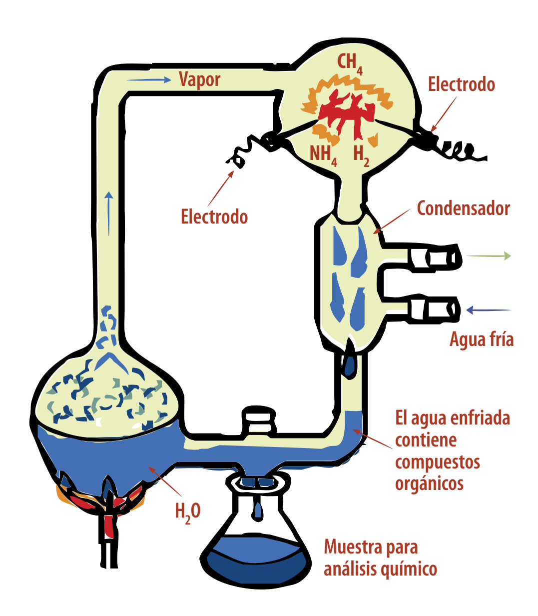


Figura 13-17 Experimento de Miller-Urey (1953)
Consistió en una mezcla de amonio e hidrógeno que se sometió a descargas eléctricas. Los reactantes pasaban por agua y luego se analizó su contenido. Como resultado se obtuvo algunos aminoácidos esenciales.

El origen de la vida

Hemos visto que Darwin no se interesó por el origen de la vida pues, en su pensamiento, la naturaleza era el resultado de leyes fijas e inmutables (Weiss y Buchanan, 2011). Siguiendo con esta tradición, la síntesis moderna ha considerado a los sistemas vivientes como algo dado, sin interesarse por los orígenes del orden (Kauffman, 1993). Pero los fenómenos evolutivos son un aspecto inseparable de los sistemas vivientes, de modo que cualquier intento de estudiar la vida sin una perspectiva diacrónica carece de significado (Weber, 2008, 2011).

El reconocimiento de la vida ha sido y permanece aun como un proceso esencialmente intuitivo tanto para los científicos como para el lego. Consecuentemente, no deberíamos tratar de encontrar una definición a partir de esta experiencia original debido a que el aparato cognitivo humano no está primordialmente designado para esa función. Conviene recalcar que instantáneamente se reconoce la vida, discriminando lo animado de lo inanimado y así se reconocen como seres vivientes a una enorme diversidad de entidades de diferentes formas y tamaños, desde bacterias hasta mamíferos (Weber, 2008). Como la vida es el término más abstracto de la biología, es difícilmente definible y no funciona como un concepto teórico cualquiera (Gayon, 2010).

Para la definición de cualquier término debe distinguirse entre definiciones *léxicas* y *estipulativas.* Las primeras explican el significado de una palabra mediante referencia a su uso efectivo en contextos explícitos. En cambio, definiciones estipulativas (también llamadas legislativas) asignan deliberadamente significado a la palabra, con el propósito de clarificar los argumentos. A menudo consisten en la adopción de muchos significados actuales de una palabra, pero también pueden estipular una nueva convención para su utilización. Una visión estipulativa, adoptada en 1992 por el programa de exobiología de la NASA, dice que la vida es un sistema químico autosustentado capaz de experimentar evolución darwiniana.

Si privilegiamos preguntas del tipo ¿qué es una cierta cosa? o ¿cuál es su verdadera naturaleza?, entramos a creer que la tarea principal de la ciencia es *definir,* en el sentido de expresar la esencia de algo. El filósofo Karl Popper considera que esta actitud nos ha conducido a búsquedas estériles desde la antigüedad, porque el conocimiento genuino no consiste en definir los términos y luego deducir algo desde sus premisas fundamentales, sino en formular hipótesis posibles de poner a prueba empíricamente. La ciencia no trata de revelar las esencias a través de definiciones, sino describiendo y explicando, bajo ciertas circunstancias, el comportamiento de las cosas a través de principios universales conjeturales. Entonces, no debemos decir ¿qué es *algo?* o

qué queremos decir por *algo,* en un contexto científico. Más bien deberían ser preguntas nominalistas (no esencialistas) del tipo ¿a qué llamamos vida? De esta forma, se pueden formular hipótesis sobre los fenómenos observados y las definiciones deberían quedar subordinadas a este objetivo primordial. Entonces, la definición debería extraer su significado desde las doctrinas más generales *(i.e.,* biología celular y molecular, teoría evolutiva, bioquímica). Al respecto, para algunos las membranas y el metabolismo son muy importantes, mientras para otros la reproducción y la *evolucionabilidad (evolvability)* merecen esa distinción. Otros piensan que el fundamento de la vida son las moléculas orgánicas, o que todo se puede reducir a una fórmula lo más abreviada posible. Sea como fuese, la definición será siempre convencional y, por lo mismo, la actitud más mesurada es aceptar su dinamismo. De lo contrario se cae en el dominio de la metafísica.

El animismo es sin duda la noción más universal de la vida, que la define y explica a través del alma, como principio específico. Por su lado, la vida como un proceso hace exactamente lo opuesto y las funciones vitales no son más que mecanismos, mientras que el cuerpo corresponde a la máquina. Otro concepto filosófico de la vida consiste en enfatizar la organización y consecuentemente identifica a los seres vivientes con *organismos*, objetando las concepciones anteriores. Tomados como organismos organizados, Kant dice que se trata de seres en los cuales cualquier parte es tanto el medio como la causa productiva para otros seres. También insiste en que estos seres organizados tienen capacidades de autoorganizarse. Es decir, de mantenerse, autorrepararse y autorreproducirse. Es difícil imaginar que alguien niegue que los seres vivientes sean organismos, y esta aseveración no es solo por conveniencia.

Una gran diferencia entre distintos autores apunta a si deberíamos definir la vida o no, y por qué. Algunos sostienen la necesidad de definir la vida basándose en tres aristas de la investigación: la exobiología, la vida artificial y el origen de la vida. Las búsquedas sobre el origen de la vida implican objetos fuera de la visión temporal de nuestras intuiciones. La exobiología, en cambio, tiene que ver con preguntas más allá de la visión espacial, mientras la robótica y la vida artificial tienen que ver con aspectos que están fuera del dominio material.

Es menester aclarar que la formulación de una definición y la búsqueda de un criterio operacional no es lo mismo. Una definición es una construcción teórica, idealmente fundada sobre algunos o muchos caracteres que creemos esenciales para aquello que definimos. Esto es válido incluso si se adopta una posición realista o platónica en relación a las definiciones. Una buena definición es una que captura algo importante o esencial acerca del contenido

conceptual del término. Por ejemplo, la definición de la NASA es pragmática y, para algunos, la capacidad de evolucionar (y las ideas implícitas sobre reproducción, replicación imperfecta, competencia, etc.) es más bien una consecuencia que un elemento definitorio de los sistemas vivientes. Por lo tanto, este factor no debería retenerse en una definición genuina de la vida, porque es un rasgo diagnóstico y no un atributo definitorio. Entonces, se propone un pluralismo definitorio de naturaleza metodológica, a fin de evitar los pantanos de una definición clara y precisa. Curiosamente, la no resuelta discriminación entre lo viviente y lo no viviente se asemeja a la imposibilidad de los biólogos evolutivos para definir la categoría de especies. Así, para algunos debería existir una clara diferenciación entre lo viviente y lo no viviente, ya que no se trata de un tema histórico sino netamente físico.

Otro intento define la vida como una red compleja de agentes autónomos, autoorganizantes y autorreproducentes cuya organización básica se instruye mediante registros materiales que se generan a través de un proceso histórico abierto. Durante este proceso, evolucionan redes colectivas y se da importancia a la dimensión individual y evolutiva. Además se enfatiza que la autonomía funcional y de autorreproducción son esenciales para los sistemas vivientes. Como esta definición no especifica ninguna teoría evolutiva particular, la definición que enfatiza la evolución darwiniana suena demasiado restringida y sesgada. Así, algunos enfatizan la automantención y una evolución de final abierto, mientras otros rechazan la reproducción y la evolución, tomando partido más bien por una visión psíquica de lo viviente, que también destaca el rol del ambiente (Gayon, 2010).

En su famoso libro **¿Qué es la Vida?** Erwin Schrödinger (1944) la asemeja a un cristal aperiódico de ADN autoreproducible que codifica para proteínas dentro del contexto de entidades vivientes. Estas aumentan su orden al disipar gradientes de materia/energía y así mantenerse lejos del equilibrio termodinámico. Pero las células vivientes hacen mucho más que replicar el ADN, pues tienen membranas a través de las cuales se intercambian metabolitos por transducción de señales y en donde ocurren transformaciones dinámicas. Por lo tanto, una aproximación a través de sistemas complejos parece definir mejor la vida que enfatizar su naturaleza de replicador desnudo (Weber, 2010).

Con respecto al origen de la vida hay básicamente dos líneas. Una subraya la importancia de los ciclos metabólicos y la emergencia de vesículas cuyas membranas aislaron parcialmente sus ciclos metabólicos. El trabajo de Oparin (1924) fue fundamental en esta escuela de pensamiento y continúa siendo una lectura obligada. La otra hace lo propio con las macromoléculas con su capacidad de almacenar información genética y por tener capacidades auto-

catalíticas y heterocatalíticas. Obviamente, si uno subraya los ciclos metabólicos, las vesículas y las membranas, está privilegiando una aproximación funcional para definir a los seres vivos. Esta aproximación encaja bien con la idea que visualiza la emergencia de la vida y de los individuos como sistemas que se automantienen.

Enfocando el origen de la vida como una pregunta empírica, la aparición de las arqueas ocurre a partir de las metanógenas hace unos 3.800 Ma. En efecto, se supone que la vida habría surgido en chimeneas hidrotérmicas marinas, mediante procesos dirigidos termodinámicamente (Baross y Martin, 2015), en una estrecha ventana de tiempo que transcurrió entre la aparición del agua líquida (hace 4.200 Ma) y la producción del metano biológico, que se remonta a unos 3.500 Ma, según lo evidencia el análisis de isótopos. Entonces, una catálisis mínima, en sistemas lejos del equilibrio, habría producido la acumulación de esas sustancias orgánicas a lo largo de las superficies interiores de las chimeneas hidrotérmicas. El resultado sería el balance entre reacciones controladas cinéticamente (donde se acumulan los productos de síntesis más rápida) y otras controladas termodinámicamente (que acumulan los productos más estables). En este esquema, los precursores de la vida pudieron haber sido como una biopelícula, más que una reacción tipo PCR como el *monstruo de Spiegelman (ver recuadro).* Consecuentemente, la transición desde el estado no viviente a uno catalítico y autoorganizante, habría requerido estadios químicos intermedios, semejantes a aglomeraciones precelulares que no se dividieron ni crecieron, pero que transformaron el carbón y el nitrógeno. Este proceso habría sido impulsado por reacciones exergónicas tendientes a la acumulación de más y más precursores y a la mantención de conformaciones más estables mediante autorreplicadores espontáneos (Baross y Martin, 2015).

El estadio comunitario que plasmó la vida habría sido un epifenómeno inevitable de la consolidación de un protocolo *innovar-compartir,* que llevó a un crecimiento explosivo de la complejidad. Cuanto más grande es la comunidad y la diversidad de organismos que comparten códigos genéticos suficientemente similares, más grande es el acervo de proteínas e innovaciones proteicas accesibles para todos los miembros. Esto conduce a una evolución más rápida de las comunidades grandes que de las pequeñas. Como hay más conexiones, se genera mayor potencial para invadir nichos ocupados por organismos con códigos genéticos incompatibles. Mediante esta dinámica, las comunidades grandes habrían tendido a hacerse aun más grandes, a expensas de las pequeñas. *Como única solución estable habría evolucionado un código genético universal cuya ventaja no se fundaría en haber sido el mejor, sino por haber sido el más común* (Vestigian y cols., 2006).

Entonces, se puede especular que la vida consistió en tres fases caracterizadas por la naturaleza de su dinámica evolutiva. En la primera, la vida habría estado en oposición a la ambigüedad, aunque todavía no aparecían los protocolos de compartir-innovar cooperativamente. La ambigüedad inicial habría conducido a una dinámica desde donde emergió tal protocolo universal. En la segunda fase, la comunidad habría desarrollado rápidamente una dinámica que se reconoce como lamarckiana debido al fluido intercambio de novedades por TGL. El creciente nivel de complejidad alcanzado y la intolerancia a la ambigüedad habrían conducido finalmente a la supresión de la dinámica comunal. Este *umbral o transición darwiniana* habría conducido a la tercera fase, dominada por la descendencia vertical y caracterizada por la acumulación de complejidad lenta y pausada (Vestigian y cols., 2006). En síntesis, la vida no descendería solo de uno, sino de distintos tipos de células. Sus tres diseños actuales se habrían desarrollado y madurado comunitariamente, junto con muchos otros diseños que se extinguieron en el camino (Woese, 2002). Pero el mayor problema con el origen de la vida es cómo se transita evolutivamente desde un estado bioquímico inicial a uno genético. Un asunto todavía sin respuesta.

El monstruo de Spiegelman

Se denomina así al experimento donde se introdujo ARN de un bacteriófago simple *(Qβ)* en una solución que contenía las enzimas de replicación del ARN, algunos nucleótidos libres y ciertas sales. Posteriormente se extrajo algo de ese ARN y se trasladó hacia otro tubo conteniendo una solución fresca donde se repitió el proceso. Se obtuvieron cadenas cortas de ARN que se replicaban rápidamente, de modo que luego de 74 generaciones de repetición (como en una PCR) la cadena original de 4.500 nucleótidos terminó con solo 218 bases. Posteriormente, Eigen y Oehlenschlager evidenciaron que el monstruo de Spiegelman podia acortarse aun más, llegando a unos 50 nucleótidos que parecen corresponder a los sitios de unión para la ARN replicasa. El crecimiento exponencial de las moléculas y la selección para una replicación rápida han servido para suponer que el origen de la vida habría sido un proceso molecular más o menos rápido. Estos antecedentes constituyen el corazón del origen de la vida basado en el mundo del ARN (Gollihar y cols., 2014). Esta hipótesis, bastante aceptada, también muestra variantes en las cuales el origen de la vida se iniciaría mediante proteínas globulares (Ikehara, 2014). Aun más, para algunos el origen de la vida centrada en el ARN y el origen de la evolución darwiniana son esencialmente la misma cosa (Zimmer, 2009). Sin embargo, para otros la cristalización de la vida se inicia con una fase caótica

de evolución comunitaria, previa al umbral darwiniano. Además, antes del umbral darwiniando, la TGL es el fenómeno predominante de intercambio genético que impulsa hacia la complejidad (Woese, 2002). Es decir, se requiere un cambio de perspectiva (Glansdorff y cols., 2009). Pero independiente de lo anterior, en estos ambientes las protocélulas habrían estado hacinadas y por lo tanto se habría incrementado la interacción, comunicación y creación de redes neurales, debido a la concentración (Saha y cols., 2014).

La visión de Carl Woese

Woese (1979) sugirió que la vida aparece en la atmósfera terrestre, aunque tal atmósfera era muy distinta a la actual. Debido a que la superficie de la tierra era extremadamente caliente, no habría existido el agua líquida. Su condición actual deriva de la evolución del metabolismo metanogénico. Esta visión se opone a la de Oparin y sus seguidores, que sugieren una tesis oceánica. Además, Woese sostiene que las presunciones básicas y las principales conclusiones de Oparin son erradas. El punto es que, en la visión de Oparin, la vida evolucionaría a partir de una forma no-biológica y el modo en que emergen los sistemas vivientes se conecta solo periféricamente con el proceso que les dio origen. Por ejemplo, la luz ultravioleta, las descargas eléctricas, etc., son fuentes de energía no biológica destructivas más que generativas. Además, las reacciones bioquímicas que propone Oparin son en su mayoría por deshidratación y por lo tanto no pueden ocurrir en un océano. Consecuentemente, la manera en que apareció la vida sería fundamentalmente la misma que la mantiene y permite su evolución. La evolución prebiótica no habría requerido un conjunto de condiciones especiales ni una dinámica peculiar, cuya esencia se descartaba y reemplazaba, luego de iniciado el proceso (Woese, 1979).

Algunas definiciones de vida *(extractado de Barbieri, 2003)*

Lamarck, J.B. (1802): la vida es un orden o un estado de las cosas en que las partes constituyentes de un cuerpo posibilitan los movimientos orgánicos y efectivamente triunfan, en tanto persisten en oposición a la muerte.

Haeckel, E. (1866): cualquier hipótesis detallada con respecto al origen de la vida, debe ser considerada inútil, porque hasta ahora no tenemos ninguna información satisfactoria en lo concerniente a las condiciones extremadamente peculiares que prevalecían en la tierra en el momento en que se desarrollaron los primeros organismos.

Huxley, T.H. (1868): las fuerzas vitales son fuerzas moleculares.

Beale, L.S. (1871): la vida es una fuerza, una propiedad de un tipo especial y peculiar que

influye temporalmente sobre la materia y sus fuerzas ordinarias, pero es totalmente diferente y no está correlacionada con ningunas de ellas.

Bastian, H.C. (1872): los seres vivientes son agregados peculiares de materia y fuerzas comunes que, en sus estados separados, no poseen el cúmulo de cualidades conocidas como vida.

Bernard, C. (1878): si tuviera que definir la vida en una sola frase... diría: la vida es creación.

Engels, F. (c.1880): ninguna fisiología puede ser científica si no considerase a la muerte como un factor esencial de la vida... Vida significa morir.

Spencer, H. (1884): la más amplia y completa definición de la vida sería el continuo ajuste interno a las relaciones externas.

Weismann, A. (1890): los organismos vivientes siempre ha sido comparados con un cristal, y tal comparación es, *mutatis mutandi,* justificable.

Oparin, A. (1924): ¿cuáles son las características de la vida? En primer lugar, hay una organización y estructura definidas. Luego está la habilidad de los organismos para metabolizar y producir otros similares a ellos, y también para responder a los estímulos.

Bertalanffy, L. von (1933): un organismo viviente es un sistema de orden jerárquicamente organizado con muchísimas partes, donde un gran número de procesos se dispone de tal manera que sus relaciones mutuas, dentro de los amplios límites con cambio constante en materia y energía, son constituyentes del sistema. Y también, a pesar de las diferencias condicionadas por las influencias externas, el sistema generado permanece en un estado característico de sí mismo, o dichos procesos conducen a la producción de sistemas similares.

Bohr, N. (1933): la existencia de vida debe ser considerada como un hecho elemental que no puede ser explicado, pero que puede ser tomado como punto de inicio en la biología de manera similar a los cuantos de acción, que aparecen como un elemento irracional desde el punto de vista de la física clásica, pero que si se toman en conjunto con la existencia de las partículas elementales, forman los fundamentos de la física atómica.

Schrödinger, E. (1944): la vida parece ser el comportamiento de la materia en un estado ordenado y legítimo, no basado exclusivamente en su tendencia a ir desde el orden al desorden, sino parcialmente fundamentado en la mantención del orden existente.

Alexander, J. (1948): los criterios esenciales de la vida son: su capacidad de dirigir los cambios químicos por catálisis y la capacidad de reproducirse por autocatálisis. La capacidad de realizar cambios en la catálisis heredable es general y esencial si existe competencia entre diferentes tipos de organismos vivos, como ha sido la evolución de plantas y animales.

Perret, J. (1952): la vida es un sistema abierto, de reacciones orgánicas unidas, potencialmente autoperpetuantes, catalizadas paso a paso y casi isotérmicamente mediante

catalistas orgánicos específicos que son, a su vez, producidos por el sistema.

Monod, J. (1970): los sistemas vivientes son máquinas teleonómicas, máquinas autoconstructoras y de autorreproducción. En otras palabras, tienen tres características fundamentales y comunes a todos los seres vivientes: teleonomía, morfogénesis autónoma y reproducción invariante.

Maynard Smith, J. (1975): consideramos viviente cualquier población de entidades que tienen las capacidades de multiplicación, herencia y variación.

Eigen, M. (1981): el atributo más conspicuo de la organización biológica es su complejidad... el problema del origen de la vida puede reducirse a la pregunta: ¿existe un mecanismo por el cual la complejidad pueda generarse de manera regular y reproducible?

Schuster, P. (1984): la singularidad de la vida aparentemente no puede trazarse hasta un simple rasgo que falte en el mundo no viviente. Es la presencia simultánea de todas las propiedades características... y eventualmente muchas más, que hacen la esencia de un sistema biológico.

Kauffman, S. (1993): la vida es un hecho esperado, una propiedad de polímeros catalíticos colectivamente autoorganizada.

NASA (1994): la vida es un sistema químico autosustentable, capaz de experimentar evolución darwiniana.

Varela, F. (1996): un sistema físico es viviente si es capaz de transformar la materia/energía externa en un proceso interno de automantención y autogeneración. Esta definición macroscópica, de sentido común, encuentra su equivalente a nivel celular con la noción de autopoiesis. Esto puede generalizarse para describir el diseño general de la vida mínima, incluyendo la vida artificial. En la vida real, las redes autopoiéticas de reacciones están bajo control de los ácidos nucleicos y las proteínas correspondientes.

Abel, D. (2002): la vida es una sinfonía de procesos algorítmicos, dinámicos y altamente integrados que dan origen a un metabolismo homeostático, desarrollo, crecimiento y reproducción.

Trifonov, E. (2002): la vida es una replicación casi precisa.

Capítulo 14

Epistemología, Contexto Histórico y Teoría Evolutiva Actual



Adam Smith, el libre mercado y la economía de la naturaleza

No es por la benevolencia del carnicero, del cervecero o del panadero, que tenemos nuestra cena, sino por sus propios intereses.
Adam Smith (1723-1790)

Uno se pregunta ¿por qué ciertos negocios prosperan y otros fracasan?, ¿será porque los exitosos están mejor equipados para sobrevivir que los que sucumben? En esta dirección, algunos connotados economistas ingleses del siglo XVIII plantearon que la vida social humana era una jungla, cuyas reglas de juego se basaban en la competencia irrestricta, sin ninguna otra consideración. En este estado de cosas, se deben maximizar las ganancias, minimizando los costos por medio de la ley de la oferta y la demanda. El desarrollo de estas ideas se desplegó en la obra **La Riqueza de las Naciones,** de Adam Smith (1723-1790), y corresponde a la filosofía económica del *laissez-faire,* cuyo núcleo teórico social se basa en la sobrevivencia del más adaptado. La doctrina de *laissez-faire* (que en el original francés se lee: *no interfieras, el mundo se cuidará por sí mismo*) *s*ostenía que debían eliminarse todas las restricciones en los negocios, para que el individuo pudiera maximizar su potencial de riqueza. Como resultado, una suerte de *mano invisible* siempre guiaría los actos egoístas individuales (Gould, 1977; Frank, 2009).

Para Smith, el mayor regulador era el mercado, que aseguraba la armonía social al maximizar la ganancia por medio del principio de oferta y demanda (o de costo/beneficio; Saunders, 1999). En el punto de equilibrio entre la oferta y la demanda, los precios de mercado se estabilizarían solos, sin necesidad de recurrir a un controlador externo, como si hubiese actuado esa *mano invisible*. En palabras de Adam Smith: *al trabajar para su ganancia personal, el hombre de negocios debe producir tanto como pueda y al menor precio posible. Para vender sus productos debe cobrar poco para no generar pérdidas. Al final,*

este equilibrio ayudaría a la sociedad, aunque no haya sido ese su propósito inicial. Así, la mano invisible supuestamente dirige las acciones egoístas en pro del bien de la comunidad. Esta doctrina social era considerada autoevidente (e infalible) porque se derivaba de la competencia biológica interindividual, una ley de Dios y de la naturaleza. Quien no entendiese el mensaje, debía reforzar sus ideas leyendo lo que proponía Darwin y su teoría de la selección natural. Para Smith, la competencia era una regla de la naturaleza, ineludible para el mejoramiento de la sociedad porque, al final, todo se resumía a la sobrevivencia del más apto. Así, este principio estaba más allá de las regulaciones propias de las sociedades humanas.

Después de la guerra civil de Estados Unidos, Smith observó que el aparato administrativo del estado era insuficiente para desarrollar la industria del ferrocarril y argumentó que el Estado debía legalizar las asociaciones ferroviarias y formar confederaciones, o una combinación de corporaciones ferroviarias. Para el buen funcionamiento del servicio ferroviario, las condiciones requeridas eran que fuese público, legal y responsable. Dejaba en claro que el gobierno debería mantenerse lo más lejos posible de tales confederaciones. El punto central consistía en crear un monopolio nacional que beneficiaría a todos los ciudadanos si se establecía simultáneamente un sistema que regulase la administración monopólica (Sagy, 2013).

Otra idea socio-económica de Smith pregonaba que la sociedad industrializada aumentaría su eficacia y maximizaría la producción si se implantaba y ejercía la división irrestricta del trabajo (Saunders, 1999). Usando la lógica económica ya descrita, Darwin la aplicó a la naturaleza. Mediante una simple analogía, afirmó que la división del trabajo, dentro de un determinado nicho ecológico, evitaría la competencia e incentivaría la coexistencia de una gran diversidad de especies. Consecuentemente, propulsó el individualismo de libre mercado al sostener que en la naturaleza cada individuo trata de maximizar su ganancia y de sobrevivir en un mundo de escasos recursos. En este esquema, la división del trabajo era el factor que explicaba la tendencia divergente de comportamientos y rasgos entre especies monofiléticas. Es decir, se trata de una teoría externalista, notablemente similar a la economía de libre mercado de Smith: cada empresa hace lo mejor para prosperar, sin que exista un planificador o diseñador centralizado. Del mismo modo, Darwin sostuvo que la vida evolucionaba optimizando la economía de la naturaleza, sin la guía de un diseñador *(i.e.,* la evolución no tiene propósito, no hay causa). El tema central de esta narrativa sostenía que la competencia favorecería rasgos y comportamientos según como afectasen a la adecuación individual, no a la de las especies (Andrade, 2009).

Es pertinente destacar que las ideas socioeconómicas de Smith se apo-

yaban en los principios naturales invocados por Darwin, quien a su vez los había formulado basándose en la visión socioeconómica de Malthus. Aquí estamos frente a una perfecta argumentación circular, cuya causalidad recíproca convirtió la bioeconomía de Darwin en tabla de salvación para que los oligarcas ingleses redimiesen su desasosiego mental, derivado del egoísmo y la insensibilidad social que avivaban.

Isomórficamente, el neodarwinismo aboga por la amplitud/partición del nicho, la exclusión competitiva y los trueques, para explicar la biodiversidad. En este escenario de competencia irrestricta, la economía de la naturaleza se reparte entre dos polos extremos. Nótese, además, que la selección natural se convierte en esa *mano invisible* que actuando permanentemente, regula la oferta y la demanda en la economía de la naturaleza. Al igual que en la teoría económica, Darwin pone el énfasis en las fuerzas externas, donde el organismo es un mero receptáculo de adaptaciones (Saunders, 1999). Si hay demanda de cierto artículo, el empresariado iniciará una fábrica de dichos aparatos y los trabajadores serán quienes los confeccionarán. Esta misma presunción neodarwiniana es desarrollada por Dobzhansky y cols. (1977), quienes con toda fuerza expresan: *si las variantes genéticas para enfrentar un desafío ambiental no están presentes en la población, probablemente pronto aparecerán por mutación*. Este comentario lamarckiano presume una dinámica mutacional errada que se enrosca hábilmente en el árbol de la vida.

La teorización neodarwiniana denominada *Teoría del Juego* (Maynard Smith, 1982) es un ejemplo paradigmático de la optimización de la eficacia aplicada a la naturaleza. Simple y clara, como las tautologías perfectas, donde no hay tiempo ni espacio, las estrategias de sobrevivencia se enfrentan en un tablero de ajedrez biológico y gana el de la mejor estrategia. La ideología del juego fue desarrollada originalmente por von Neumann y Morgenstern para la economía, en 1944. Maynard Smith y Price (1973) las aplicaron con total impunidad a la evolución, para fundamentar la lógica del conflicto animal (Saunders, 1999).

La competencia interespecífica desatada también se inyectó a la ecología, aunque originalmente Darwin le dio tratamiento intraespecífico. Estas formulaciones, su discutida axiomatización y presunciones incuestionadas han sido debatidas por décadas. Si el teorema solo considera la competencia como proceso que define las relaciones ecológicas, entonces la naturaleza no es sino eso. Lamentablemente, los ecólogos teóricos terminaron examinando las propiedades de una formulación matemática simplificada y no a la propia naturaleza (Simberloff, 1984).

En síntesis, la visión socioeconómica de Smith fue superpuesta a la naturaleza, toda vez que sostiene que los rasgos que aumentan la adecuación indivi-

dual, también promueven los intereses del grupo (Gould, 1977). Recordemos que la búsqueda del bien común era una ley de la naturaleza instaurada por Dios y, aunque se hiciera a costa de la dominación y explotación del hombre por el hombre, conduciría indefectiblemente al mejoramiento de la sociedad. Toda semejanza entre la visión catapultada por Malthus/Smith y el actual modelo hegemónico de libre mercado, no es pura coincidencia.

Herbert Spencer (1820-1903) y la sobrevivencia del más apto

En su libro **First Principles of a New System of Philosophy** (1864) inicia la aplicación del darwinismo a la sociedad. La síntesis de esas ideas unidas a la sociología, la psicología y la filosofía, sellaron la justificación científica para que los líderes políticos y empresarios de la Inglaterra victoriana tuviesen un fundamento científico *objetivo* que les permitiese preservar su posición económica ventajosa y sin tropiezos, a fin de promover la competencia brutal e irrestricta contra el proletariado. Así como Darwin había acuñado la metáfora *lucha por la existencia*, Spencer popularizó *la sobrevivencia del más apto*. Este dogmatismo imponía un orden social humano que debía ser consecuente con los principios expuestos por Darwin acerca de la economía de la naturaleza. Estas ideas constituyen las bases del darwinismo social instaurado por Spencer. Con ello se justificaban las políticas socioeconómicas conservadoras que eran consistentes con el imperialismo, la esclavitud, el racismo, y luego con la economía de libre mercado y la hegemonía de la banca privada que estruja al planeta.

El darwinismo social fue utilizado por la doctrina de Karl Marx, quien vio allí la semilla que permitiría alterar el ambiente individual para que se desarrollen nuevos rasgos y cualidades humanas, tal como ocurría en la naturaleza… y la naturaleza no podía estar errada. Por lo tanto, el marxismo dedujo que si la variable ambiental se mantenía constante (al abolirse la propiedad privada en presencia de un estado benefactor) se eliminarían la agresión, el descontento y la desigualdad social, y se lograría una sociedad perfecta.

El darwinismo social también fue utilizado por el nacional socialismo alemán, cuyos jerarcas fundamentalistas argumentaban que las naciones eran esencialmente lo mismo que los miembros de una especie: existían razas superiores e inferiores. Así, al estallar una guerra entre naciones, la raza humana era mejorada porque triunfaban los más aptos. *Ergo,* la guerra se convirtió en un proceso de depuración social: un proceso natural que eliminaba a los inferiores, tal como ocurría con la selección natural. Durante la Primera Guerra Mundial, los líderes europeos fueron coercionados a abrazar estas ideas,

basándose en la creencia de que la guerra era una *necesidad biológica* que permitía probar a quienes dominaban el globo.

El darwinismo social se expandió por Europa y USA a finales del siglo XIX, al fusionar las ideas darwinianas y de selección natural con la teorización sociológica de Spencer, pues los individuos, grupos humanos, plantas y animales, competían entre sí para triunfar en la vida. Esta aserción justificaba el *status quo* de permanencia de los mismos individuos en la cima de la jerarquía social, económica o política. Al competir con otros, los empresarios exitosos probaban ser más adaptados. Consecuentemente, cualquier intervención social que debilitara esta jerarquía debía reprimirse, pues deterioraba el orden natural existente. Como antídoto espiritual, el darwinismo social entregó al rico y poderoso una justificación para la avaricia extractivista y la acumulación de poder que vemos en la actualidad. Los empresarios justificaban así los monopolios y sus prácticas abusivas. Por ejemplo, el millonario estadounidense John D. Rockefeller sostenía que *el crecimiento de un gran negocio es simplemente la sobrevivencia del más adaptado*. También expresó que *si los miembros de los estratos sociales más bajos morían en los molinos y fábricas, era debido a un proceso natural que mejoraba la sociedad*. Otros darwinistas sociales sostenían que Dios había determinado que algunos fuesen adinerados y viviesen confortablemente al usufructuar del trabajo esclavizante de otros.

La extrema brutalidad del darwinismo social dio origen al Movimiento Progresista en USA. Basándose en las escrituras, sostenían que Dios no había dictaminado que hubiese pobres y ricos; la pobreza surgía de la avaricia de algunos. Entre los Progresistas se destaca el grupo del Evangelio Social, que sostenía que el amor a Dios requería una conducta cristiana: ayudar a los pobres y los desposeídos. Ambos movimientos incentivaban la defensa del pueblo contra la avaricia de los políticos y empresarios. Como antítesis al darwinismo social, también surgió una cruzada antievolucionista. En sus inicios, este fundamentalismo no intentaba extenderse socialmente. Sin embargo, el trabajo de William J. Bryan lo convirtió en un movimiento político que en 1922 logró que se legislara en contra de la teoría de Darwin. Su cruzada prendió en Tennessee (1925) donde se aprobó una ley que dejaba el estudio de la evolución fuera de la escuela.

Como colofón se puede decir que, cuando dos disciplinas convergen por fusión en igualdad de condiciones, se generan interfaces muy fructíferas, como lo ejemplifica el desarrollo transdisciplinario de la biología actual. La reducción o subordinación de una disciplina por otra lleva implícita la presunción de exclusividad. El darwinismo social representa un caso extremo de reduccionismo biológico, toda vez que implica que *la sangre habla*. Bajo el

lema de la sobrevivencia del más apto, cobra sentido la máxima del banquero y político Barón Anthony de Rothschild: *Give me control of a nation›s money and I care not who makes the laws*. La actual política neoliberal, que saquea al planeta en su maratón tras la presea del poderío económico, es el atuendo renovado de esa ideología socioeconómica desquiciada.

La doctrina del *shock,* Malthus y la eugenesia

El hombre que nace en un mundo ya ocupado no tiene derecho alguno a reclamar una parte cualquiera de alimentación y está de más en el mundo. En el gran banquete de la naturaleza no hay cubierto para él. La naturaleza le exige que se vaya, y no tardará en ejecutar ella misma tal orden.
T.R. Malthus

La doctrina del *shock* parafrasea la lúgubre manipulación social que desarrollaron los economistas proclives a los banqueros ingleses quienes, preocupados de su futuro, usaron el temor del flagelo poblacional para estatuir prácticas de depuración racial. Los conceptos de raza, eugenesia y competencia, daban vueltas por las esferas más destacadas de la aristocracia del siglo XVIII. El fondo del asunto era el poder.

Este era el contexto social cuando Darwin desarrollaba sus ideas. Su ideología ya gravitaba en la competencia dicotómica ganadores/perdedores… una ley fácil y efectiva para explicar que los que están presentes en la naturaleza son los mejores. A partir de la distorsión social implícita en estas ideas, se han validado principios de depuración social: la escoria humana que se tiene que alimentar y el temor demográfico disfrazado de racionalismo por el incremento numérico, inocularon visiones socialmente isomórficas en las ciencias. Lúgubre mensaje en mayúsculas: *si no hay control, se va a rebalsar el globo.* La sociedad actual sigue raptada por un paradigma institucionalizado hegemónicamente por la elite económica de la sociedad.

A continuación, se despliegan varios nombres que, sumados a los de Spencer y Smith, ilustran el contexto histórico de un pensamiento cuya influencia aun se mantiene sin variaciones de fondo.

Thomas Robert Malthus (1766-1834) fue un pastor anglicano y el economista en jefe de la Compañía Británica de las Indias Orientales (BEIC, por sus siglas en inglés), la más grande empresa de compraventa de esclavos que conoció la historia. La BEIC también tiene el triste mérito de la muerte de millones de personas en India, al forzarlas a sembrar opio en vez de alimentos, en su afán de derrotar a los chinos en la conocida Guerra del Opio.

Luego de haber leído acerca del intercambio de tortugas por cabras en las Galápagos, Malthus publicó en 1798 su controvertido **Ensayos sobre los Principios de las Poblaciones.** Allí extendió los cuentos folclóricos acerca de la sobrepoblación de cabras asilvestradas y su reverberación en las sociedades humanas, mediante un determinismo reductivo de escaso mérito (Hall, 1995). Malthus sostenía que las poblaciones naturales crecían descontroladamente, gobernadas exclusivamente por la pasión e instintos reproductivos y sin ningún control interno, hacia un destino alarmante. Afirmaba que las poblaciones humanas se duplicaban cada 25 años, esto es, geométricamente, mientras que el alimento aumentaba aritméticamente. Sus teorías demográficas, económicas y sociopolíticas, son consideradas metodológicamente erróneas y más estratégicas que científicas. Sus datos sobre el aumento poblacional estaban basados en estadísticas poco confiables, provenientes de Estados Unidos que, dicho sea de paso, incluían a los inmigrantes en la estimación de la tasa de crecimiento demográfico. El cálculo de la tasa de aumento de los recursos alimentarios también se basaba en suposiciones, puesto que el primer registro de cultivos agrícolas se realizó en Inglaterra recién en 1801 (Hall, 1995). De acuerdo a sus cálculos, Malthus predijo una catástrofe que resultaría en la extinción de la humanidad allá por 1880. Los estudios poblacionales realizados hace más de 50 años han desacreditado totalmente su doctrina, pero no la influencia socioeconómica de su ideología. Pero las poblaciones naturales son sistemas autorregulados que mantienen sus parámetros demográficos dentro de límites razonables (Wynne-Edwards, 1965; Birch y Ehrich, 1967). El descrédito de Malthus no ha evitado que E. Mayr (1982) lo mantuviese en alta estima, considerándolo un paladín de la demografía y la ecología poblacional moderna.

Malthus expresó que el rápido crecimiento demográfico necesitaba frenarse y, para ello, desarrolló una batería de soluciones brutales (miseria, hambruna, hacinamiento, vicios, enfermedades, sacrificio de los recién nacidos, guerras, etc.). Según su parecer, la inanición era el freno definitivo a la expansión poblacional desbocada. Sostenía que *todos los niños nacidos por sobre lo que se requiere para mantener las poblaciones en un determinado nivel, necesariamente deben perecer, a menos que se les haga espacio por las muertes de las personas mayores…* Por lo tanto, *deberíamos facilitar el exterminio en vez de torpe y vanamente tratar de impedir las operaciones de la naturaleza para generar mortalidad. Así evitaríamos la miseria tan frecuente, el hambre y la destrucción de la naturaleza…* Pero sobre todo, *deberíamos reprobar los remedios específicos para las enfermedades catastróficas; y también a aquellos hombres benevolentes, pero mal orientados, que han pensado que hacen un servicio a la humanidad al proyectar un esquema de protección de ciertos desórdenes*

particulares.

La doctrina de Malthus llegó a oídos de Darwin, quien también estaba familiarizado con el punto de vista de Thomas Hobbes. Hobbes sostenía que la vida consistía en una lucha de *todos contra todos*. Estas ideas, aplicadas tanto a las poblaciones naturales como a la sociedad, incitaron el darwinismo social, atrayente para la elite europea que lo vio como justificación de *prima facie* de su superioridad evolutiva. Históricamente, la combinación entre el control poblacional malthusiano, que incluía una deliberada regulación y métodos indirectos derivados del darwinismo, produjo el nacionalsocialismo en Alemania y el comunismo en Rusia, entre otros vicios ideológicos y sociopolíticos. Posteriormente, el concepto de adquisición de tierras para la alimentación y para desarrollar grandes potencias se convirtió en un factor motivador de guerras.

El marco conceptual para **El Origen de las Especies Mediante Selección Natural o la Preservación de las Razas *Favorecidas* en la Lucha por la Vida** [el énfasis es mío] deriva de Malthus. Así lo enfatizó Darwin en la introducción de su obra: *si no hay excepción a la regla de que cada ser orgánico aumenta naturalmente a tan alta tasa y no es destruido, la tierra pronto estará cubierta de la progenie de un solo par*. Incluso la reducida tasa de crecimiento humano se ha doblado en 25 años y, a ese ritmo, en menos de 1.000 años literalmente ya no habrá lugar donde pararse. Darwin describió la relación entre la teoría de Malthus y la tesis de la selección natural al expresar: *a medida que más individuos se producen que los que pueden sobrevivir, existe toda la razón para una lucha por la existencia, ya sea de un individuo con otro de su misma especie, o con los de distinta especie, o con las condiciones físicas de la vida*. *Es la doctrina de Malthus aplicada con gran fuerza a los reinos animales y vegetales* (Darwin, 1859). Es importante destacar un hecho innegable: *la vida se alimenta de vida* (con excepción de la quimiotrofía). Por lo tanto, siempre habrá menos animales y plantas adultos que juveniles, debido a este principio innegable, no tomado en cuenta por Malthus y convenientemente obviado por Darwin.

En su obra **La Descendencia del Hombre y la Selección en Relación al Sexo,** Darwin (1871) extendió el rol de la selección natural hacia las poblaciones humanas, como el mecanismo que había permitido el avance desde su condición *semi humana*. Recién entonces reconoció que la mayoría de sus aserciones estaban basadas en W.R. Greg, Alfred R. Wallace y Francis Galton.

Francis Galton era un millonario, primo de Darwin, cuyo apostolado por la cuantificación, sumado a sus ideas malthusianas, lo llevaron a acuñar el concepto de *eugenesia* en 1883. Al desarrollar esta doctrina, abogaba por la regulación del matrimonio y el tamaño familiar de acuerdo a los ingresos pa-

rentales (Gould, 1981). Galton publicó en 1869 **El Genio Hereditario,** donde argumentaba que las capacidades mentales se heredaban, que la raza blanca era biológicamente superior al resto, que los ingleses estaban destinados a dominar el mundo y que la familia Darwin era la prueba viviente de estos principios. También sostenía que el valor de un individuo debía ponderarse por su clase, al momento de su nacimiento, y que los inadaptados (*unfit*) debían descartarse. Darwin apoyó al padre de la eugenesia cuando escribió a su primo: *no creo haber leído en toda mi vida algo más interesante y original. Te felicito por haber producido lo que creo que será un trabajo memorable en el futuro.* En 1909, Francis Galton fue ordenado caballero por el rey Eduardo VII, por haber fundado la eugenesia.

William R. Greg es conocido como el co-fundador de la eugenesia. Pregonaba que el imperio británico debía dominar el globo porque los más fuertes y los más adaptados debían prevalecer, multiplicarse, expandirse y convertirse en los progenitores de las futuras naciones. A pesar de las protestas, Darwin citó esas ideas eugenésicas y las mantuvo en ediciones posteriores de **La Descendencia del Hombre.** Cito: *Uno de los mayores obstáculos para aumentar el número de hombres de una clase superior, en los países civilizados, se deriva de que los más pobres y desamparados casi invariablemente se casan más temprano… Aquellos que se casan más temprano producen muchos más hijos… Por lo tanto los desamparados, degradados y a menudo miembros viciosos de la sociedad, tienden a aumentar en una tasa mayor…* O como Greg lo dice: *los irlandeses descuidados, escuálidos y sin aspiraciones, se multiplican como conejos mientras los ambiciosos escoceses, frugales, previsores y con elevada autoestima, se mantienen firmes en su moralidad, en su fe espiritual pasan sus mejores días luchando y en celibato, se casan tardíamente y por lo tanto dejan pocos descendientes. Dado que la tierra originalmente estaba poblada por miles de sajones (escoceses de las tierras bajas) y unos miles de celtas (irlandeses) en una docena de generaciones 5/6 de la población debería ser celta, pero 5/6 de la propiedad, del poder y el intelecto, pertenecerá a 1/6 de los sajones que queden. En la eterna lucha por la existencia, serían los inferiores y las razas menos favorecidas los que prevalecerán en virtud de sus carencias y faltas* (Darwin, 1871, vol. II).

Haciendo eco a Malthus, Darwin también declaró que *los salvajes y aquellos con debilidad corporal y mental pronto serán eliminados; pero aquellos que sobrevivan exhibirán un estado de salud más vigoroso. Nosotros, los civilizados, por otro lado hacemos lo mejor para modular el proceso de eliminación, construyendo asilos para los imbéciles, los lisiados y los enfermos. También instituimos leyes para los pobres y nuestros médicos ejercen sus mejores habilidades para salvar la vida de cada uno hasta el último momento. No hay razón para*

dudar que la vacuna ha preservado a miles que, por su débil constitución, habrían sucumbido a la poliomielitis. Así, los miembros débiles de las sociedades civilizadas propagan su estirpe. Luego continúa: *la mayor tasa de mortalidad infantil en las clases más pobres es también muy importante, así como la mayor mortalidad por enfermedades de aquellos que habitan, hacinados, en casas miserables… pero eso no basta*. A continuación agrega: *Malthus ha discutido todos estos aspectos (guerra, hambruna, etc.) pero no enfatiza lo suficiente un factor que es probablemente el más importante de todos, es decir, el infanticidio, especialmente de las niñas; y el hábito de realizar abortos sin duda puede agregarse a los controles futuros*. Darwin proclamó repetidamente que el malthusianismo era aplicable tanto a la humanidad como a los animales (Todes, 1987). Por otro lado, la oligarquía británica había convertido a Malthus en una gran figura del siglo XIX, de modo que Darwin sabía de sus preferencias por el exterminio masivo como una solución frente al fantasma de la sobrepoblación humana.

Thomas H. Huxley (el *bulldog* de Darwin), continuamente vociferaba que la sobrepoblación irremediablemente sería el problema más grande que enfrentaría la humanidad. En su artículo *La lucha por la existencia en la sociedad humana,* exponía el pesimismo malthusiano, considerado *atroz* por el destacado biólogo ruso Peter Kropotkin (Todes, 1987). Como respuesta al eslogan de Huxley sobre *la lucha por la existencia*, Kropotkin desarrolló su teoría **Ayuda Mutua: Un Factor de la Evolución** (1955), donde señaló la falacia darwiniana, porque el mensaje de la naturaleza no es de competencia sino de sinergia, y mostró el mutualismo en los animales, bárbaros, sociedades medievales y nosotros en la actualidad.

Continuando con la tradición malthusiana, el nieto de T. Huxley, **Sir Julian Huxley,** llegó a ser presidente de la Sociedad Británica de Eugenesia; y los tres hijos de Charles Darwin pertenecieron y participaron activamente en dicha sociedad por largo tiempo (Lawler, 2011).

Darwin al desnudo

Varios historiadores coinciden en que muchas de las contribuciones por las cuales se da crédito a Darwin en relación a la teoría de la evolución, muestran signos de apropiación indebida de ideas o sospechas de plagio. De lo anterior se desprende que Darwin no fue el primero en concebir las ideas básicas que fundamentasen una teoría moderna de evolución biológica, incluyendo la noción de selección natural. Los precursores fueron muchos y entre todos fueron dando cuerpo al pensamiento evolutivo. He aquí algunos de ellos.

El insigne enciclopedista francés **Denis Diderot** (1713-1784) señalaba que

los animales evolucionaban a partir de organismos primigenios y que estos animales prototípicos se habían modificado por medios naturales, para convertirse en los animales que vivían en el presente. La idea de transformación ya se plantea claramente.

George-Louis Leclerc, Comte de Buffon (1707-1788) incluso expuso la idea que el hombre y el mono debían tener un ancestro común y que además, todos los animales debían tenerlo. Cien años antes de Darwin, Buffon había escrito sobre la similitud entre muchas especies de aves y cuadrúpedos. Dudaba que cada especie tuviese un origen único y que Dios las hubiese creado el quinto y sexto día de su obra.

El abuelo de Charles Darwin, **Erasmus Darwin** (1731-1802) era médico, filósofo y poeta. Publicó sus ideas en un libro de dos volúmenes **(Zoonomía,** 1794) en donde expuso prácticamente todas las ideas importantes que más tarde aparecieron en la obra de Darwin. Sostenía que la selección y la competencia eran los medios de cambio, que la sobrepoblación era un agente continuo para enfatizar la competencia y que esto se cumplía tanto en plantas como en animales. También adelantó que un tipo especial de selección se apreciaba en la competencia entre machos y hembras por el acceso a la reproducción. Además declaraba que la fertilidad y la susceptibilidad a las enfermedades, sobre todo las hereditarias, estaban sujetas a selección. Finalmente, sostuvo que la herencia de los caracteres adquiridos era válida y sugirió que podía actuar directa e indirectamente. Para Darwin, su abuelo solo había tergiversado las ideas erróneas de Lamarck.

Otro importante pensador pre-darwiniano, **Robert Chambers,** adelantó en su libro **Vestiges of the Natural History of Creation** (1844) que las variantes humanas eran producto de avances y regresiones evolutivas.

Patrick Matthew fue otro naturalista que discutió los aspectos más importantes de la evolución, especialmente la selección natural, tal como fue desarrollada por Darwin. Pero este no lo citó sino hasta en las últimas ediciones de **El Origen de las Especies.** En 1860, Darwin reconoció que Matthew se había anticipado por muchos años a la explicación del origen de las especies, bajo el nombre de *selección natural* (Bergman, 2002).

Edward Blyth también habló de la selección natural en dos artículos publicados en 1835 y 1837. Pero aunque Darwin menciona a Blyth en varios pasajes, no hace referencia a sus trabajos sobre selección natural. En oposición a Darwin, quien consideraba a la selección natural como una fuerza creativa, Blyth, Wallace y Lewontin (entre otros) la han interpretado como negativa y sesgada. La interacción entre Darwin y Wallace es otra instancia controvertida, que merece tratamiento aparte (Gallardo, 2013).

Charles Lyell y **Ernst Haeckel** opinaban que Darwin no daba el debido

crédito a Lamarck, de quien había adoptado gran parte de su teoría. Frente a esas críticas, Darwin entregó algunas fuentes de sus ideas en la tercera edición de su obra. Posteriormente, abrazó más y más el lamarckismo (Andrade, 2009).

El novelista y ensayista **Samuel Butler** (1835-1902) consideraba que la obra de Darwin no era confiable. Protestaba que la primera edición del **Origen…** contuviese 45 referencias a *mi teoría*, pero nadie entendía a qué se refería dicha teoría, explayada en una larga narrativa. ¿Se refería a la selección natural… o a la alternancia de combinaciones entre selección y dirección?

El gran problema con la recepción de la teoría de la selección natural era que no existía una noción clara de la herencia y por lo tanto todo quedaba sujeto a especulación. Así, a medida que pasó el tiempo, Darwin confió más y más en una teoría doble de la evolución, formada por selección y dirección (Darlington, 1959). Recapitulando, el éxito de Darwin se debió a varios vicios bastante comunes y a algunas virtudes también poco comunes (Cannon, 1961). Las sagas del descubrimiento científico no son totalmente científicas ni puramente intelectuales. El contexto socio-político tiene mucha injerencia en la aceptación o rechazo a las ideas (Darlington, 1959).

Darwinismo social. Un ejemplo

En 2001, A. Fischer publicó un librito titulado **Evolución el Nuevo Paradigma… una Nueva Aproximación a las Ciencias Sociales.** De su lectura se desprende que el darwinismo social no es una doctrina o un pensamiento superado. Nuevamente se enreda gordianamente la biología con la sociología, para ejemplificar cómo la selección natural y la competencia son los agentes organizadores y optimizantes de un *continuum* biológico-cultural. Para su autor, la selección perpetúa lo más apto en el reemplazo incesante de organismos, estructuras tecnológicas, organizaciones sociales, constructos mentales e ideas. Todo se remite a una selección natural expandida *ad infinitum,* que permite la coexistencia pacífica entre las conductas altruistas y la economía de libre mercado. Haciendo gala de un adaptacionismo contumaz, sostiene que la adecuación biológica masculina se incrementa por el estatus socioeconómico o la potencia y marca del automóvil que tengamos. La selección aplicada a diferentes contextos sociales navega desde un reduccionismo ecléctico hacia la oferta y la demanda, en donde la teoría de juegos y otras analogías cibernéticas confluyen en una suerte de teorización social de la mente (Gallardo, 2001).

Para el lector *naïve,* algunas de estas ideas parecerán extremadamente novedosas, aunque no son otra cosa que un darwinismo social burdamente

elaborado, cuya validez epistemológica, coherencia interna y rigor científico ha sido cuestionado en varios frentes (Von Sydow, 2014). En el libro de Fischer hay profusión de descripciones, pero ausencia de una comprensión acabada de los fenómenos biológicos. Para hablar de un *nuevo paradigma* se requiere un cambio profundo en la cosmovisión, explicaciones, pensamiento, investigación y ética. Así se logra formar esa visión particular de la realidad que llamamos paradigma. Para Fischer, en cambio, basta que algo (biológico o cultural) se perpetúe para que pertenezca al dominio de la evolución y así asimilarlo a una misma categoría lógica. Para los biólogos, el desarrollo desde niño a adulto no es un proceso evolutivo, pero para dicho autor guarda la mayor relevancia cuando afirma que *también las personas evolucionan, pues luego de nacer sufren un proceso de cambio para llegar a ser adultos*. Y agrega que los ejemplos del ámbito físico (como el sol), biológicos (como las personas), o culturales (como edificios o puentes), son ejemplos paradigmáticos de sistemas que cambian y por eso evocan en nosotros el concepto de evolución. Para Fischer el proceso evolutivo es adaptativo por antonomasia. La selección natural *no busca un diseño particular ni un tamaño especial, ni una conducta determinada en los organismos que va reteniendo; solo mantiene a aquellos que funcionan*. Y continúa: *la evolución biológica es un mercado libre de genotipos que luchan por sobrevivir y reproducirse bajo restricciones impuestas por la escasez de los recursos y las leyes de la física*. Entonces, si en el mercado de genotipos el *haber* evolutivo es mayor que el *debe*, el reemplazo optimizador está garantizado y la marcha hacia el progreso no es sino la manifestación de la dinámica del proceso. Con su positivismo extremo unido a una visión teleológica y contumaz, el proceso evolutivo se reduce a una optimización de las adaptaciones.

Diversos sociólogos han intentado modernizar y unificar la relación de su disciplina con los nuevos avances físico-biológicos, creando una nueva visión. Mediante la incorporación de principios de complejidad, los estructuralistas de la escuela francesa *(e.g.,* Lacan, Kristeva, Baudrillard, Feyerabend y otros), han *endurecido* la sociología mediante una sintaxis recursiva y un lenguaje alambicado que incorpora una jerga ajena al discurso social. Lamentablemente, dichos autores no se han preocupado por el significado de sus proposiciones y no ofrecen explicaciones que aumenten la comprensión de los procesos sociales. Por el contrario, entregan descripciones, como si ese fuese el objetivo fundamental de la comprensión acabada. El nebuloso contenido informacional y las transgresiones lógicas de este *zeitsgeist* postmoderno no ha pasado inadvertido. Está claramente expuesto en el libro **Imposturas Intelectuales** (Sokal y Brincmont, 1999), donde se critica que los ensayos trandisciplinarios sean solo imaginativos, sin ajustarse al rigor epistemológico

que, finalmente, es la manera en que se sopesa la validez intrínseca de los argumentos esgrimidos.

Mediante analogía con el comportamiento humano, las conductas animales pueden ser denominadas cooperación, competencia, infanticidio, violación, canibalismo, amor, etc. Esta fenomenología zoológica, tal como los sismos y las nubes, simplemente *son* y preguntarse si es que *tendrían que ser*, no tiene validez científica (Futuyma, 1998). El mundo natural carece de moralidad y los conceptos de selección natural y progreso evolutivo, tomados como una ley moral de la naturaleza, han acarreado consecuencias históricas tan deformes como la lógica de su concepción. Entonces tendríamos libertad para justificar la guerra, la competencia económica irrestricta, la hostilidad intercultural y la hegemonía de las así llamadas razas *superiores* sobre las *inferiores*. Bajo la convicción de que lo natural es bueno, que la fuerza hace bien, que la sangre habla a través de la eugenesia, etc., la selección natural como agente depurador lleva implícito un estigma y sus vendajes no logran detener la hemorragia del perfeccionismo panglosiano subyacente (Gould y Lewontin, 1979). Eso sin duda fluye con claridad en la obra señalada.

La estructura de la síntesis evolutiva y sus limitaciones

A new and general evolutionary theory will embody this notion of hierarchy and stress a variety of themes either ignored or explicitly rejected by the modern synthesis: punctuational change at all levels, important non-adaptive change at all levels, control of evolution not only by selection, but equally by contraints of history, development and architecture – thus restoring to evolutionary theory a concept of organism.
S.J. Gould, **Paleobiology,** 1980.

We still have a theory of evolution that is not directly addressed to the actual events of the history of life.
N. Eldredge, **The Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought,** 1985.

La primera pregunta que debe formularse luego de estos epígrafes es si existe una teoría unificada de la evolución. Para algunos, la teoría de la selección natural es la respuesta a la pregunta. Otros, en cambio, consideran que la teoría genético-poblacional es la más fértil semilla de la teoría evolutiva. Lo cierto es que la teoría poblacional se esbozó para explicar la selección natural, para axiomatizarla y matematicalizarla. Pero estas predilecciones sobre la evolución no pueden por sí solas dar cuenta del fenómeno total. Se limitan a describir la distribución y fijación de variantes solo en poblaciones de eucariontes sexuados. No contienen ninguna noción sobre el enorme mundo microbiano ni sobre la especiación propiamente tal (Mahner y Bunge, 1997).

A pesar de sus críticas previas al neodarwinismo, Gould (2002) sale en defensa de la selección natural como pilar fundamental de la teoría evolutiva. Sostiene que semánticamente existen tres principios que la liberaron de ser una máquina ciega de trabajo y la transformaron en una explicación radical acerca de la historia de la vida. Estos tres principios son: *causa, eficacia* y *alcance*.

La *causalidad* requiere que el mecanismo (selección natural) sea suficiente y necesario para dirigir el proceso evolutivo y las tendencias observadas. La *eficacia* se refiere a que el mecanismo sea capaz de generar novedades evolutivas (y eliminar a los inadaptados), mientras que el *alcance* evalúa la capacidad del mecanismo para explicar los procesos micro y macroevolutivos. Y aunque Gould reconoce las limitaciones de la Síntesis Moderna, ante sus ojos su trípode no parece estar críticamente desestabilizado.

Recordemos que las premisas básicas de la síntesis moderna sostienen, **1)** que las mutaciones puntuales son la fuente última de variabilidad, de modo que el cambio evolutivo es un proceso gradual de sustitución alélica dentro de una población; y, **2)** que la variación genética no es más que la materia prima, que la selección natural dirige el cambio evolutivo y explica la adaptación por control de las tasas y dirección de la transformación con prácticamente ninguna constricción interna (Gould, 1980).

Quienes rechazan la pretendida unificación del modelo actual, disienten porque no ven sino una aproximación funcional cuyo énfasis adaptacionista, sumado a la ausencia de hipótesis alternativas, la han convertido en un programa de investigación irrefutable, carente de mérito intelectual y limitado valor heurístico (Pigliucci y Schlichting, 1997; Pigliucci, 2005, 2007, 2009). En efecto, sus presunciones han sido consideradas por Gould y Lewontin (1979) *just so stories* (*cuentos de así fue*). Es decir, una falacia *ad hoc* que para Lynch (2007) *no difiere mucho de la invocación de un diseñador inteligente*. Curiosamente, hace más de 40 años que los principios, premisas y demandas de gradualismo, su continuidad extrapolacionista micro-macro y la omnipotencia de la selección natural, han sido criticadas por sus mismos partidarios (Gould y Eldredge, 1977; Gould, 1982; Eldredge, 1985). Gould (1985) destacó que no hay evidencias para creer en la existencia y adecuación de organismos con estadios incipientes de novedades complejas favorecidas por la selección natural, y agrega que *one point stands high above the rest: the dilemma of incipient stages*. Este argumento, en su forma original, deriva de la obra de Mivart (1871). La objeción es clara porque no se puede volar con 3% de un ala.

Dobzhansky (1970) definió la evolución como cambios en las frecuencias génicas, convirtiendo al proceso evolutivo en un epifenómeno de la genética poblacional. Sin embargo, esta disciplina ha sido una desilusión para el

neodarwinismo (Wilkins, 2009) porque aunque describe con gran precisión la transmisión de los genes y la estructura poblacional por distintos estadígrafos derivados de situaciones ideales (Wright, 1978), no ha logrado explicar el origen del aislamiento reproductivo ni el rol fundamental de la selección natural en el origen de las especies. La microevolución genético-poblacional estudia las adaptaciones que tienen que ver con la sobrevivencia de los más aptos; pero no ha logrado explicar ni el origen de los taxa superiores ni el advenimiento de más aptos (Gilbert y cols., 1996). Su modelo de equilibrio poblacional es irreal. La incapacidad de la Síntesis Moderna para distinguir entre equilibrios intermitentes y gradualismo dejó en evidencia sus debilidades cuando se aplicaba a los procesos macroevolutivos (Gould, 1982). Las especies están en el corazón del neodarwinismo y son el punto de inflexión entre la microevolución y la macroevolución (Jablonski, 2000; Gould, 2002). *Ergo,* si no se comprende el (o los) mecanismos de aislamiento reproductivo, la especiación queda reducida a una mera narrativa. Y resulta que se trata del proceso que explica la diversidad… El concepto de especie parece más un constructo mental que un punto de inflexión entre micro y macroevolución.

La selección natural no da ni puede dar cuenta de la especiación propiamente tal, entendida como la emergencia de organismos cualitativamente novedosos. Si se tiene en cuenta que la selección natural es una fuerza que favorece o elimina ciertos fenotipos, su rol no tiene nada que ver con la creatividad. *La selección natural es solamente el editor y no el autor del cambio evolutivo, y la reproducción diferencial es un indicador de la selección, pero no es la selección en sí misma (*Mahner y Bunge, 1997).

Aparentemente hay varias teorías parciales de la evolución, cada una de las cuales se refiere a distintos aspectos del proceso evolutivo. Pero, en su forma general, estas parcialidades son solo confirmables mas no refutables, y su verificación no está exenta de ruido. Consecuentemente, el neodarwinismo es más bien un conjunto de subteorías o, en el mejor caso, una propuesta teórica. Por tratarse de un conjunto organizado, no es novedad que no puede ser puesto a prueba directamente, sino por virtud de las pruebas de sus subteorías constituyentes (difíciles también de poner a prueba). Así, el empirismo del neodarwinismo solo se puede aplicar a un subconjunto pequeño de estas proposiciones. Nótese que la teoría de la selección natural y la genética poblacional solo se refieren a poblaciones de eucariontes con reproducción sexual. Debido a estas carencias, la visión de recepción de la teoría le es antagónica, porque no tiene los méritos para ser reconocida como un sistema hipotético-deductivo. En síntesis, existen teorías parciales que dan cuenta de diferentes aspectos del proceso evolutivo, pero no existe una teoría general y unificada que dé cuenta del proceso evolutivo (Mahner y Bunge, 1997).

Las dificultades del darwinismo

El capítulo sexto de **El Origen de las Especies** (1979) tiene que ver con las dificultades que enfrentó Darwin luego de publicada su obra. Las citas textuales, que se comentan a continuación, ilustran su pensamiento, que el neodarwinismo adoptó con ciertas modificaciones. **El Origen de las Especies** muestra un Darwin lamarckiano, de razonamiento circular y extrapolacionista, donde una naturaleza hostil ha generado una lucha literal por la existencia. Su argumentación se basa en una narrativa laxa, basada en observaciones carentes de análisis explicativo. Atribuye erradamente toda muerte *(i.e.,* por predación, accidentes) a la selección natural. Desdeña la macroevolución, repitiendo con autocomplacencia su narrativa de historia natural como principio válido. Sobre las críticas, dice que algunas envuelven tal gravedad que jamás ha podido reflexionar acerca de ellas sin que lo haya dominado la vacilación.

Al intentar explicar los pequeños cambios que se dan en las transiciones entre especies, valida el argumento de gradualidad y lentitud mediante un adagio, diciendo: *ya nos lo enseña ese viejo axioma de historia natural* [algo exagerado por cierto en su comprensión], *natura non facit saltum.* Al final del capítulo invierte el predicado cuando expresa que, por medio de la teoría de la selección natural, nos es dable comprender con toda claridad el verdadero significado del viejo axioma *Natura non facit saltum.* Esta argumentación circular no demuestra la veracidad ni la falsedad de la proposición, la presenta como el resultado lógico de un razonamiento correcto y, por tanto, como una conclusión válida.

Ideas lamarckianas

Ninguna de las gradaciones de la estructura de las alas a la que nos hemos referido, que acaso hayan resultado del desuso, señala la marcha natural por virtud de la cual han alcanzado las aves la facultad de volar. Otra cita de Darwin en relación a la unidad del tipo y las condiciones de vida: *adaptando... ya por haberlas acomodado durante largos períodos del tiempo transcurrido; ayudándose en ocasiones de las adaptaciones por el uso y por el desuso, dejándose influenciar ligeramente por las condiciones de la vida externa*.

Desdén por la macroevolución

Hablando de estructuras peculiares, Darwin expresa: *y si me hubieran preguntado, verbigracia, cómo pudo convertirse un cuadrúpedo insectívoro en el murciélago con sus alas para volar, no habría sabido dar respuesta. Pero creo que son de poco peso tales dificultades.* Más adelante dice: *el hecho de que algunas veces veamos individuos de una especie dotada de costumbres sumamente diferentes a la que poseen los de su propia especie... nos hace suponer, según mi*

teoría, que tales individuos podrían dar lugar accidentalmente a especies nuevas. Pues sepa el lector que en la naturaleza ocurren casos así.

La pugna estructura-función

Darwin escribió: *es difícil decir, y desde luego de poca importancia para nuestro propósito, si son las costumbres las que primero cambian y la estructura después, o si las modificaciones ligeras de estructura que se señalan son las que conducen a la alteración de las costumbres: probablemente, cambian ambas, a menudo simultáneamente.*

Extrapolación

Quienes me acompañen en esta opinión, si al terminar la lectura del presente libro se encuentran con que un verdadero conjunto de hechos que no pueden explicarse de ninguna otra manera, aparece aclarado por la teoría de la descendencia, no deben titubear en ir más adelante y reconocer que la selección natural puede formar la estructura del ojo, aun en estado tan perfecto como lo es el del águila, a pesar de que al llegar tan lejos en esa afirmación desconozcan absolutamente los grados de transición… De mí, sé decir que he percibido tan intensamente la dificultad, que no me dio lugar al grado más mínimo de vacilación, de irresolución, para llevar a tan sorprendente distancia el principio de la selección natural.

Confusión entre eliminación por selección natural y muerte por predación

Toda especie que habita en los límites de su territorio, en los que se encuentra en número reducido, resultará extremadamente susceptible de exterminio total durante las fluctuaciones de la fuerza numérica de sus enemigos o de los animales que la eligen como víctima o su presa. Respecto de las serpientes venenosas expresa: *reconócese que la culebra de cascabel tiene un colmillo venenoso que emplea en su propia defensa contra los animales que intentan destruirla, haciéndola su presa.* Frente a los cuadrúpedos e insectos, escribe: *les privan de resistencia para soportar las durezas de los tiempos de escasez, durante los cuales tienen que buscarse forzadamente el alimento, o para escapar de las bestias de presa y evitar su destrucción.*

La vida como un campo de batalla

En un lugar totalmente poblado, cada forma nueva tiende a ocupar el lugar de su forma progenitora menos mejorada o de otras no tan favorecidas con las que tiene que rivalizar y luchar hasta que llega a dominarlas o exterminarlas. Por eso, como hemos visto, van de la mano la extinción y la selección natural. En otro párrafo, Darwin manifiesta que *durante el proceso de modificación las especies se van adaptando a las condiciones de vida de su región propia, suplantando luego y eliminando después su tronco original.*

Otra cita: *pero si tenemos en cuenta que casi todas las especies aumenta-*

rían en inmensidad númerica, aun en sus tierras natales, si no fuera por la competencia con las demás, serían contadas las que dejarían de ser presa o servir de presa… Así, la distribución de los habitantes de cualquier lugar no depende exclusivamente de que varíen gradualmente las condiciones físicas sino, en gran parte, de la presencia de otras especies a las cuales están subordinados, o por las cuales son destruidos.

Más adelante agrega: *por eso es que las formas más comunes tiendan a derrotar y suplantar a las menos comunes, ya que estas se modifican y mejoran muy lentamente en la carrera de la vida… Y así las dos razas que originalmente contaban con más individuos se pondrán en contacto sin la interposición de la variedad suplementada, derrotada. Pero estos eslabones fueron suplantados y exterminados durante el proceso de la selección natural, de modo que ya no puede contarse con ellos como seres vivos. Hemos de tener en cuenta que los animales que ostentan los primeros grados de transición de la estructura, muy raramente pudieron vivir hasta los tiempos actuales porque tuvieron que ser suplantados por el propio proceso de perfección a través de la selección natural. El verdadero proceso de la selección natural implica casi constantemente la continua suplantación y extinción de anteriores gradaciones intermedias. La variedad intermedia existirá por lo común en menor número que las dos formas que enlaza; consiguientemente, las dos formas, durante el curso de una nueva modificación, y por el hecho de ser más poderosas numéricamente, dispondrán de mayor ventaja sobre la variedad intermedia menos numerosa, con lo cual lograrán éxito para suplantarla y exterminarla. La selección natural en todo territorio debidamente habitado, actúa principalmente estableciendo la rivalidad mutua entre los habitantes, produciendo en consecuencia la perfección o el poderío en la batalla por la vida, pero únicamente de acuerdo con el tipo normal de aquel lugar. Débese a esto que en las grandes regiones han existido más individuos y más formas diversificadas y la rivalidad ha sido más dura, con lo cual ha resultado más elevado el tipo normal de perfección…*

El sojuzgamiento de la naturaleza

El pensamiento arriba descrito es propio de una época cuyo desarrollo científico, nivel de rigurosidad y de autoconciencia humana eran sesgadamente limitados. Es preciso desmitificar las visiones darwininiana y neodarwiniana porque, como constructos mentales, entregan una imagen distorsionada del mundo natural. El sojuzgamiento del mundo animal y vegetal, la megamáquina socioeconómica que subyuga las novedades y emancipaciones, no reflejan ni dialogan con la naturaleza de la naturaleza (Morin, 1977). Ni el malthusianismo ni la lucha por la existencia son atributos propios y fundamentales de la vida. La competencia, la victoria del más fuerte y el mito del poder derivado de ello, son convicciones erradas que amortajan la vida,

transformándola en una fantasía consensuada e insaciable. Como académicos no deberíamos promover esos mitos (Bateson, 1979).

Quimerismo y argumentación *post hoc*

El pensamiento *post hoc* (= a consecuencia de) opera en relación al quimerismo natural que se observa a menudo en organismos coloniales marinos. Esta transgresión lógica (conocida como correlación coincidente o causalidad falsa), afirma (o presume) que si un acontecimiento sucede después de otro, el segundo es consecuencia del primero. Las quimeras contienen tejidos o células de dos o más individuos genéticamente diferentes. Usualmente aparecen por fusión de larvas y se han reportado al menos en nueve grupos mayores: Protista, Plantae y Animalia, incluyendo Porifera, Cnidaria (Hydrozoa y Antozoa, Briozoa y Tunicata) (Puill-Stephan y cols., 2009). Existe escasa comprensión de este fenómeno que desafía la explicación darwiniana, pero se lo interpreta en base a los costos y beneficios que conlleva el fenómeno para así mantenerse como una estrategia evolutivamente estable (Pineda-Krch y Lehtila, 2004). En los tunicados, se afirma que el quimerismo se habría originado porque genera una entidad grupal con mayor tamaño y probabilidad de sobrevivencia, mayor variabilidad, sinergia, etc. (Rinkevich, 2004). Note el lector que el origen del fenómeno, así descrito, traspasa las barreras inmunológicas de reconocimiento alogénico. Entonces la interpretación *post hoc* se basa en la falta de maduración del sistema inmunológico de las larvas. Frente a esto, uno podría preguntarse ¿por qué no ha surgido una presión de selección para la maduración inmunológica temprana en los millones de años de evolución? Pero esa pregunta no se formula, no es políticamente correcta. El quimerismo se infiere por sus supuestas ventajas y se convierte en otro rasgo enigmático con una explicación basada en un hipotético escenario evolutivo de parasitismo. En efecto, la hipótesis del parasitismo somático y germinal, para explicar el quimerismo, carece de análisis y se prefirió sobre la simbiosis porque no habían datos suficientes de quimeras naturales como se esperaría si se tratase de una estrategia ventajosa. Además, se habría esperado encontrar en dicho genoma los elementos que resultan de restricciones selectivas. Pero resulta que prácticamente no se ha encontrado nada que no haya sido adaptativamente útil (Weiss, 2014). En mi opinión, el fenómeno tiene trazas de simbiogénesis, toda vez que la desaparición de una colonia fusionada produce la eliminación de la otra.

En mayor o menor grado, el pensamiento *post hoc* también se aprecia en las interpretaciones genómicas que intentan ligar (cuidando la forma de decirlo) el aumento de las duplicaciones génicas, variaciones pangenómicas, reestructuraciones internas y la complejidad concomitante, con una ventaja adaptativa que permite sobrevivir en ambientes adversos, extremos, he-

terogéneos, imprevisibles y cambiantes. La sobrevivencia de los más aptos se debería a un blindaje frente a enemigos (parásitos, gérmenes patógenos, bacterias y virus). Bajo tal paradigma, los seres existentes son los sobrevivientes del proceso adaptativo. Lo arriba expresado corresponde a la visión darwiniana y neodarwiniana de lucha por la existencia. Bajo este prisma, la variabilidad genética no está orientada hacia los procesos moleculares (donde, en rigor, debe ser evaluada), sino hacia el supuesto efecto positivo que tiene sobre la sobrevivencia y reproducción. La variabilidad genético-molecular se pondera por el rol putativo que juega a nivel organísmico y poblacional, en su relación con el ambiente.

Explicación ambiental en referencia a los Rhizocephala (Crustacea, Cirripedia)

Las pequeñas larvas *nauplius* de los rizocéfalos son lecitotróficas mientras que sus larvas *cypris* tienen órganos sensoriales específicos. Ambas se parecen a las larvas de los percebes. Los rizocéfalos adultos carecen de cutículas quitinosas y crecen sin muda (Williamson, 2014). La rápida invasión del huésped se desempeña por hembras diminutas. Los machos enanos son nutridos por el parásito hembra adulto que emula una suerte de hermafroditismo. El proceso de invasión parasitaria al huésped y la diferenciación posterior del parásito adulto, representa un rasgo absolutamente único. Frente a las peculiaridades del desarrollo de los rizocéfalos, se recurre a la selección natural, argumentando que *su biología larvaria fue inducida por la dificultad de encontrar un sustrato para el asentamiento, por las defensas del huésped contra la invasión parasitaria y debido a las demandas específicas impuestas por el sistema sexual del parásito* (Hoec, 1995). Esta explicación *ecológica* supone la existencia de múltiples dificultades que, para ser evitadas, dieron origen a un ciclo de vida intrincado, complejo y paradójico, donde *la consecuencia es la fuerza iniciadora del cambio* (Hoec, 1995). Esta explicación *post hoc* y adaptacionista deriva de la atomización del organismo en rasgos que se explican como estructuras moldeadas óptimamente por la selección natural para llevar a cabo sus funciones. En los casos en que no resulta la optimización de rasgo por rasgo, se determina que el organismo no puede optimizar cada parte sin imponer algunos gastos sobre los otros rasgos. Entonces se introduce la noción de trueque y los organismos se interpretan como el mejor arreglo entre exigencias competitivas (Gould y Lewontin, 1979). Es preciso puntualizar que esta hipótesis ecológica (o ambiental), al igual que la del escalamiento, es lamarckiana, dado que una necesidad organísmica interna percute la solución frente al ambiente externo. Toda semejanza con el estiramiento del cuello de las jirafas para alcanzar las ramas más altas, no es una mera coincidencia. Aunque, como he dicho, el lamarckismo sea anatema para el neodarwinismo.

Domesticación de Evo-Devo

La promesa genómica, así como el advenimiento de Evo-Devo, se han ido transformando paulatinamente en una visión Disney de la evolución: un aplacamiento de las preguntas macroevolutivas candentes que ponen en jaque al neodarwinismo. Esta pacificación también afectó al pensamiento de Eldredge y Gould (1972), cuyas ideas rupturistas, plasmadas en su artículo original sobre los equilibrios intermitentes, se transformaron en una crítica pálida y tibia en la obra de Gould (2002). Este nos entregó muchas herramientas para ver las limitaciones, errores y sesgos del darwinismo, pero al final todo le parece bien y termina con una frase seria y grave sobre el conocimiento científico neodarwiniano.

Del mismo modo, el pensamiento evolutivo de Gilbert (1997) que apuntaba a recobrar la importancia de la embriología, la macroevolución y la homología, de pronto se convirtió en el detallado protocolo ontogenético de ciertos organismos modelo que son los portadores de la verdad. Pero luego de 150 años de investigaciones morfológicas, ahora catapultadas por la marea molecular, no se ha logrado aclarar el panorama zoológico. Recientemente, Gilbert también se ha encaramado al carro de la simbiosis. Pero su visión parece ser más para la prensa que para repensar Evo-Devo como disciplina que lidera el giro epistemológico hacia la hibridización como fuente de variabilidad, por sobre la mutación. Esa evidencia pondría en jaque todo el sistema de ideas que hemos heredado del siglo XIX, pero no es políticamente correcta. Evo-Devo a lo mucho se empina a analizar la epigenética del desarrollo que rige las variaciones del *Bauplan, dentro de una misma línea filética*. Pero usando una metáfora futbolística, la macroevolución de las *grandes ligas* (como lo atestigua la filogenia animal), parece no ceñirse a la doctrina de descendencia común. Bien pudiese ajustarse a un esquema de hibridización interfilética sincopada, porque la rapidez del cambio no deja trazas paleontológicas. Aparentemente, el origen de los phyla animales está por sobre la evolución intrafilética y la herencia vertical que dominan el pensamiento Evo-Devo. Recordando el origen de las larvas, la simbiogénesis de *Cnidaria* y los parámetros genéticos del *Bauplan* parecen no tener origen genealógico sino híbrido. Pero para la síntesis actual, la hibridización interespecífica (alopoliploidía) no es más que una excentricidad propia de los vegetales y se la tolera como tal, pero no tiene rango de objeción de principios. Nadie parece notar que la barrera de Weismann se restringe a mamíferos y otros vertebrados solamente. Por lo tanto, no hay impedimento para que se hubiesen originado poliploides en los invertebrados, sobre todo si mayoritariamente son marinos y de fecundación externa. Pero este tipo de críticas son convertidas en un ulular con sordina,

propio de algunos disidentes conspiradores, cuyos espíritus atípicos no se ajustan a la norma, no contribuyen en nada, excepto con ruido.

Hipótesis ecológicas sobre la explosión del Cámbrico

Recientemente se ha descrito *Collinsium ciliosum*, un lobópodo blindado del Cámbrico temprano del sur de China. Este animal, al igual que *Hallucigenia,* pertenece al grupo basal que origina a los Onicóforos. Sus similitudes con los Euarthropoda se atribuyen a tendencias paralelas, posiblemente resultantes por competencia interespecífica y por el *escalamiento ecológico* propio de los ecosistemas del Paleozoico temprano (Yang y cols., 2015). La hipótesis del *escalamiento* sostiene que, a medida que el ambiente se hace más extremo, suscita una mayor respuesta biótica. La aseveración de que esta hipótesis es verificable mediante el registro fósil, es más semántica que empírica. En esencia, sostiene que los enemigos (competidores, predadores y presas peligrosas) son los agentes más importantes de la selección natural a nivel organísmico. Y como tal, involucra las adaptaciones relacionadas con los enemigos y las respuestas evolutivas en forma de tendencias morfológicas a largo plazo, conductuales, y en la distribución de los organismos en el Paleozoico (Vermeij, 1994). Esta lógica *post hoc* encierra un adaptacionismo lamarckiano e implica que los organismos se modifican por selección, para satisfacer las exigencias impuestas por el ambiente. La hegemonía de la competencia como reguladora de la diversidad, como agente estructurador de las comunidades y como motor de las modificaciones del *Bauplan* y sus implicancias evolutivas, ha encontrado la férrea oposición de Gould (1985)… pero se sigue usando.

El paleontólogo Simon Conway Morris, respecto a los fósiles de Burgess Shale, sostiene que el origen de la explosión del Cámbrico, aunque oscuro, contó con un agente percutor predominantemente *ecológico*. Bajo este esquema, la presión ambiental habría permitido *la aparición de la predación (y de la defensa) macroscópica y de un eficiente sistema de filtración alimentaria en el lecho marino y las zonas pelágicas. Consecuentemente, los elementos esqueléticos duros son la expresión más tangible de este evento que parece haber sido mayoritariamente de protección* (Conway Morris, 2000). En otras palabras, se atribuye la respuesta organísmica a la *necesidad* percutida y modulada por las presiones del ambiente. Este razonamiento es reminiscente del lamarckismo que subyace al alargamiento del cuello de las jirafas. Lo paradójico de esta situación radica en que, aun siendo el pensamiento lamarckiano despreciable para el neodarwinismo, lo utiliza como si fuese una lógica impecable. Aun más, los editores científicos lo avalan con toda naturalidad.

Interpretaciones filogenéticas

Actualmente, los árboles filogenéticos se construyen mediante algoritmos estrictamente genealógicos. Pero si los grandes saltos evolutivos se producen por poliploidía, como lo sugiere la hipótesis 2R, 3R y 5R en la mayoría de las plantas, los cladogramas deberían leerse siguiendo la rúbrica genealógica de los genes, no la de los rasgos, las estructuras o las especies. Se precisa una nueva representación de las relaciones filogenéticas, un modelo que de cuenta tanto del componente genealógico como del componente reticulado por fusión de linajes. Hablar del ancestro común, en estos casos, es un despropósito porque todo alotetraploide tiene dos ancestros diploides. Además, si los rasgos han sido heredados mediante simbiogénesis o hibridización de linajes, se forman grupos parafiléticos o polifiléticos que reflejan los eventos de hibridización. Pero bajo el paradigma de descendencia con modificación, la parafilia es un artefacto, no una señal. El origen de los phyla animales está plagado de estos *vicios* que molestan al pensamiento clásico. Entonces, el paralelismo o la convergencia pasarían a ser peculiaridades de ciertos taxa, o un muestreo insuficiente. De este modo, se desestiman hipótesis alternativas y se oculta la paradoja bajo la alfombra, como polvo filogenético intrascendente.

Argumentar que dos rasgos complejos se parecen (sin parentesco directo) debido a presiones de la selección similares, no aclara la comprensión del fenómeno. La continuación de esta lógica nos encontrará dentro de los próximos 150 años con las mismas preguntas fundamentales de la biología. No son solo las ciencias biológicas las que, por no ser estrictamente *dura*s, escapan a la claridad conceptual y rigurosidad de la física. La rigurosidad filogenética se restringe básicamente a su metodología, pero la concepción teórica que sustenta al pensamiento neodarwiniano es limitada y laxa. Por ende, confunde la comprensión del fenómeno.

El pensamiento *post hoc* nos conduce a la paradoja de que el fin dirigió el proceso. El marco teórico de la evolución suscita paradojas y críticas que no son atendidas, pero se refocila autoindulgentemente en la bioingeniería, la transgenia, la biología sintética y otros destellos metodológicos como indicadores de avance científico descollante. La explicación como problemática no es prioridad.

La visión de recepción de la teoría evolutiva

Las teorías científicas deben cumplir con ciertos requisitos filosóficos, estructurales y metodológicos, que le dan sustento y profundidad epistemológica como formulaciones teóricas que explican algún aspecto de la realidad. Uno de estos criterios tiene que ver con la visión de recepción, que evalúa su empirismo, claridad conceptual, rigurosidad lógica, coherencia interna, capacidad predictiva y alcance.

Esta visión pormenoriza la teoría mediante cálculos abstractos y especifica la naturaleza de la organización sistemática que debe encontrarse entre sus elementos constituyentes. Se espera que las teorías estén organizadas deductivamente en una jerarquía análoga al deductivismo euclidiano, de modo que todas las leyes y proposiciones sean deducibles de su núcleo de axiomas y premisas. Es esperable que la tesis deductivista sea universalmente representativa de la organización sistemática de toda teoría científica. Al respecto, Ruse (1975) considera que esas ideas forman sistemas axiomáticos que se enmarcan adecuadamente en el empirismo lógico de un sistema hipotético-deductivo. Con tal aseveración, defiende los atributos explicatorios que establecen la legitimidad del darwinismo como una entidad abstracta, axiomatizable, derivada de principios nomológicos (= uso de modelos para deducir leyes universales) tomados de la genética poblacional (Caplan, 1978; Richards, 2004).

La recepción del libro de Darwin en Inglaterra no tuvo una cálida acogida. Los tres más famosos filósofos de las ciencias, **John Herschel, John Stuart Mills** y **William Whewell,** criticaron ácidamente su metodología. Darwin

envió una copia de su libro a Herschel, el más eminente filósofo-científico del siglo XIX, quien lo calificó como *the law of higgledy-piggledy* (una ley sin orden ni concierto, o sin ton ni son). La opinión de Mills tampoco fue positiva al decir que Darwin había usado el método de las hipótesis, pero que este correspondía a la lógica del descubrimiento y no a las pruebas del mismo. En efecto, en su autobiografía, Darwin sostiene que trabajó sobre principios inductivos y que había colectado datos a gran escala, sin ninguna teoría (Hull, 1973).

La principal dificultad para axiomatizar el neodarwinismo estriba en que es una familia de modelos relacionados y no una estructura unificada (Lloyd, 1986). Entonces, la dificultad para que, tanto la selección natural como la genética poblacional den cuenta de la evolución axiomatizada, se atribuye a una limitante de la visión filosófica y no como una dificultad de la teoría en sí: pasan a ser un conjunto de modelos yuxtapuestos, de causalidad enmarañada, y sin relación deductiva entre ellos.

Otro criterio que se considera al tiempo de evaluar el alcance de una teoría científica es a través de la opinión vertida por sus pares. Darwin sospechaba que las mentes religiosas objetarían su teoría, especialmente por sus implicaciones materialistas, que desdibujaban la espiritualidad humana como si se tratase de un ruido molesto. Pero no anticipó que la vehemencia de las críticas viniese de respetados biólogos y filósofos de su tiempo, quienes la objetaron por carecer de mérito científico (Hull, 1973). Sus novedades relacionadas con el viaje del *Beagle* encajaban en la mejor tradición de la historia natural que tiene su fundamento en la experiencia. Pero esta aserción se ha interpretado erróneamente para sostener que las investigaciones científicas deberían comenzar con observaciones. Y aunque Darwin describió con detalle sus observaciones, su metodología sobre el origen de las especies estaba bajo la artillería de los filósofos de las ciencias. Ya vimos que la obra de Darwin había sido tildada por Herschel como un ensayo sin son ni ton.

Thomas H. Huxley realizó una tibia crítica a la obra de Darwin. Expresó que sin duda su método de búsqueda se ajustaba a los estándares de la lógica científica; más aun, que el método era adecuado. Consideraba que los hechos se habían determinado inductivamente, por observación y *experimentación*. Que posteriormente había razonado a partir de los datos, para finalmente poner a prueba la validez de su raciocinio, al comparar sus deducciones con los hechos observados en la naturaleza (Huxley, 1860). Así, aplaudió la metodología deductiva aplicada por Darwin. Respecto de la selección natural, reconoce que las pruebas no son fehacientes, pero que no existe otra demostración posible. Con respecto a los cambios graduales y continuos que propuso Darwin, sugirió que el aforismo *natura non facit saltum* solo le trajo complicaciones y vergüenza. No obstante, para Huxley la narrativa darwiniana era superior a

cualquier otra hipótesis precedente.

Richard Owen, el más eminente biólogo de Inglaterra, tuvo violentos encuentros con Huxley y Darwin, debido a sus profundas diferencias conceptuales en relación a la evolución (Ghiselin, 2010). Publicó una larga y hostil revisión luego de la publicación del libro y prácticamente no creyó más en la evolución darwiniana.

Respecto de la teoría de Darwin, **Adam Sedgwick (1785-1873)** señaló la falta de metodología inductiva y lamentó que su narrativa no estuviese basada en hechos reconocidos que apuntasen a una conclusión general. Según sus palabras, *la teoría darwiniana era una gran pirámide que descansaba sobre su ápice, donde el ápice era un punto matemático*. Pero aparte de ello*, detestaba el inquebrantable materialismo darwiniano que, luego de su decepcionante incursión en el inductivismo, convirtió a la naturaleza en una verdad física desnuda, que repudia enérgicamente las causas finales* (Hull, 1973).

Alfred Russel Wallace, el cofundador de la teoría de la selección natural, no compartía las ideas de Darwin respecto de la evolución de la conciencia humana, ni acerca de la selección sexual. También rechazaba que la competencia tuviera que ser interespecífica. Alertaba que, al caracterizar la selección como la sobrevivencia del más apto, generaba inevitablemente una tautología porque la adaptación resultaba en adaptación. Wallace, en cambio, enfatizaba las interacciones ecológicas y se enfocaba en la exterminación mediante un mecanismo de eliminación de los inadaptados (Gallardo, 2013). Sostenía que *a menos que Darwin me pueda mostrar cómo la facultad musical latente en las razas más inferiores pudo haberse desarrollado mediante la sobrevivencia del más apto, debo creer que algún otro factor (aparte de la selección natural) provocó dicho desarrollo* (Gallardo, 2013).

St. George Mivart (1827-1900) ha sido el más formidable de todos los críticos coetáneos de Darwin. En su monumental libro **On the Genesis of Species** (1871), se lanzó contra la selección natural al considerarla como un agente incompetente para conducir y explicar las fases iniciales de los rasgos complejos. Al igual que Herbert Spencer, Mivart sostuvo que la selección natural debía suplementarse con otro agente causal. Derivado de ello, escribe un capítulo titulado *La incompetencia de la selección natural,* para demostrar que los estadios incipientes de esas estructuras generan una paradoja insoluble. Porque, *¿cómo podemos ir desde nada hacia algo complejo y elaborado si la evolución procede mediante largos estadios intermedios favorecidos por la selección natural?* Y agrega: *no se puede volar con el 3% de un ala.* Este dilema, que es el talón de Aquiles del darwinismo para explicar mediante selección la evolución de los rasgos complejos, lo reconoce y desarrolla Gould (1985) en su artículo *Not necessarily a wing.* En otro capítulo de su obra, Mivart ataca la

teoría provisional de la Pangénesis de Darwin, expresando que su explicación es *obscurum per obscurius* (= lo oscuro por lo más oscuro). Respecto a muchas aserciones en donde Darwin critica las *falsas creencias*, sin darles respuesta adecuada, Mivart responde que, aunque fuesen falsas, es difícil entender cómo lo puede asegurar tan tajantemente y sin pruebas. En relación a que la selección natural funciona virtualmente igual que la artificial, Mivart, tal como Wallace, sostiene que las variaciones bajo domesticación corresponden a cambios fenotípicos transientes, pero no a la génesis de nuevas especies.

Al referirse a las conductas humanas, supuestamente resultantes de la acción de la selección natural, Mivart menciona que las tribus de Australia y Sudamérica aborrecen el incesto como un crimen. Parafraseando a Darwin, se pregunta ladinamente si ese rechazo conductual podría haber evolucionado gradualmente por selección natural. En tal caso, los efectos graduales de la endogamia incestuosa habrían generado descendencia menos sana y numerosa. Esta descendencia habría estado en desventaja relativa en relación a los apareamientos entre extraños no consanguíneos (que dejan descendencia más sana y numerosa). Luego de cientos de generaciones, la conducta incestuosa habría desaparecido o habría sido eliminada. Pero antes de ese punto de inflexión, ambas conductas debieron haber persistido. Su pregunta de fondo es: ¿cómo se transita gradualmente desde los albores incestuosos de nuestros antepasados hacia la situación actual (que aborrece el incesto) mediante selección? Pero el darwinismo ha sido inmune a los ataques más certeros y recalcitrantes, con lo cual se ha mantenido como paradigma evolutivo reinante. Para sus detractores actuales, el darwinismo es ni más ni menos que el mito cosmogénico más grande del siglo XX.

Dada la inmunidad refutacional de las proposiciones tautológicas del darwinismo, difícilmente podrían ser herramientas científicas útiles para el crecimiento del pensamiento científico (Lewontin, 1972; Peters, 1976). En este sentido, las principales críticas son:

1) La teorización evolutiva raramente puede ser mancillada por alguna predicción específica o retroducción ligada con los eventos orgánicos a cualquier nivel de organización. Por eso es que se dice que la teoría sintética no es una pirámide organizada deductivamente a partir de axiomas o teoremas. Más bien es un grupo laxo de leyes y bosquejos de leyes, modelos y proposiciones que no guardan ninguna relación deductiva entre ellas (Caplan, 1978).

2) La teoría darwiniana posee una elasticidad o flexibilidad inquietantemente amplia en relación a los fenómenos que debe explicar. Es una teoría cuyo dinamismo ha sido suplementado, revisado, corregido y cambiado a través de los años. Por eso Weber (2011) señala que los límites del darwinismo son poco claros.

Las últimas tradiciones biológicas, como la biología molecular y la genómica, han intentado incorporar sus hallazgos a fin de explicar la variación genética. En verdad, cualquier evento del mundo empírico biológico puede ser compatible con las explicaciones darwinianas. Estamos entonces frente a una formulación metafísica y dogmática. Las evidencias que refutan el o los elementos cruciales que pudieran efectivamente poner a prueba la contabilización evolutiva, son muy pocas y están lejos de poder completarse.

3) Con respecto a las explicaciones evolutivas, los teóricos asumen cualquier cosa que se necesite para que los datos se ajusten al modelo. La filogenética es un caso paradigmático.

4) La teoría evolutiva tiene poca robustez teórica. Sus modelos y explicaciones no tienen utilidad heurística clara, ya que es difícil captar la visión y el contenido de la teoría, dada su laxa narrativa. Por lo tanto, no es fácil decir cuán exitosa es la teoría para extraer datos empíricos que sean cruciales. Por último y significativamente, la teoría carece de la posibilidad de generar predicciones, de la capacidad de someterse a refutación empírica, comparada con otras teorías. Con respecto a la sobrevivencia y la adecuación biológica, es dudoso si estos conceptos puedan ser definidos real y analíticamente independientes, para evitar la tautología. En efecto, mucho se ha discutido que cierto pensamiento evolutivo conduce inexorablemente a la noción de finalidad y propósito. La popularidad de esas nociones teleológicas emanan del corazón del antropomorfismo y proceden por analogía del comportamiento humano deliberado. Pero su comprensión corresponde al dominio psicológico, que no debe confundirse con las explicaciones científicas, que corresponden al dominio metodológico (Mahner y Bunge, 1997).

La teoría sintética de la evolución como sistema axiomático

La teoría sintética afirma ser el paradigma claro, didáctico e informativo de la comprensión de la naturaleza y del hombre (Mayr, 1963; Dobzhansky y cols., 1977), aunque no hay consenso sobre sus límites (Depew y Weber, 1996). La adición de la genética mendeliana a las ideas de Darwin forma la base de este pensamiento evolutivo clásico (Dobzhansky, 1970; Gould, 2002), aunque el trabajo antievolutivo de Mendel, que resulta solo en *stasis,* se opone a las ideas de Darwin. No obstante esta antítesis, ambas proposiciones se unieron en la década de los cuarenta (Bishop, 1996) *(p 128).*

Filósofos y científicos han notado que la teoría evolutiva tiene menos reputación que la física (Kaplan, 1978). Sus defensores sostienen que el darwinismo ha inspirado una revolución epistemológica de alto valor heurístico.

Los críticos, sin embargo, afirman que es tautológica y carente de estructura inductiva que valide sus aserciones (Lewontin, 1972; Peters, 1976). Se trata de una narrativa sin estructura lineal clara, que describe la impresionante variación de la naturaleza a través de muchas observaciones exóticas, algunas ambiguas y otras difíciles de probar mediante métodos empíricos (Al-Zahrani, 2008; Regner, 2010). Darwin no probó la acción de la selección natural en la naturaleza, sino que describió numerosos ejemplos interpretados como resultantes de la sobrevivencia del más adaptado. Al estimar el grado de adaptación de los adaptados, genera una tautología que afirma la conexión entre la descripción y la explicación, y cuyo valor radica en la validez incontrovertible de las proposiciones (Bateson, 1979). El punto crucial es que tal formulación nunca podrá ser refutada y entonces cabe preguntarse, ¿de qué sirve una teoría que da cuenta de todas las observaciones concebibles, independiente de la estructura real del mundo? *Si los científicos van a usar teorías lógicamente irrefutables, perfectamente podrían abandonar las ciencias naturales y adscribirse a la religión* (Lewontin, 1972).

Una forma de darle prestancia epistemológica a la formulación de Darwin ha sido plantearla como un sistema axiomático que permite deducir todas las afirmaciones que se deriven de los mismos (Kaplan, 1978; Brady, 1982). Pero aunque se duda si la lógica darwiniana corresponde a un sistema axiomático, los historiadores modernos la tratan como tal. La aceptación del rol omnicompetente de la selección natural la ha convertido en el estándar de trabajo para explicar la vía hacia la adaptación y como directriz del proceso evolutivo (Endler, 1987). Pero la ola de críticas y reevaluación ha seguido avanzando. La insatisfacción se basa en las evidencias empíricas de la genética (Danchin y cols., 2011), biología molecular y genómica (Koonin, 2009), y nuevas ideas y conceptualizaciones (Pigliucci, 2007, 2009). Todo ello ha vigorizado el clamor de que se necesita una nueva y más profunda representación de la realidad biológica, que trascienda las narrativas conjeturales que han plagado al neodarwinismo (Woese, 2004).

Principios axiomáticos

A continuación se analizará la estructura de la Teoría Sintética, señalando cómo se construyen los sistemas axiomáticos en las ciencias:

1. El sistema debe determinar y especificar que *los axiomas pertenezcan al mismo dominio particular de búsqueda*, recurriendo a las reglas lógicas propias de la construcción de silogismos. Por ejemplo, el valor de cambio de una mercadería es proporcional a la exigencia laboral para su producción y está relacionada con el suministro de una mercancía (que es proporcional a la de-

manda). Es decir, ambas proposiciones versan sobre el dominio económico (Cohen y Nagel, 2000).

2. A partir de los axiomas de ese dominio particular *(e.g.,* economía), *determinar las conclusiones, que deben ser pocas y ajustadas.*

3. Los axiomas o postulados deben ser aceptados sin ninguna otra justificación: *deben ser verdades autoevidentes.*

4. *Los axiomas deben ser recíprocamente independientes entre sí.* No se acepta la derivación de una parte esencial de un grupo determinado de axiomas a partir de otro precedente, aunque se usen procedimientos lógicos (De Gortari, 1965). *Esto implica que el valor de verdad de una proposición no determina o limita de ninguna manera el valor de verdad de la otra* (Cohen y Nagel, 2000).

5. Debe existir acuerdo sobre cómo y cuándo una determinada aserción se sigue lógicamente de otra (Greenberg, 1993).

Axiomas darwinianos y neodarwinianos

A continuación, revisaremos la construcción de los silogismos de Darwin y el tratamiento que le han dado historiadores y paladines de la biología evolutiva como Julian Huxley, Ernst Mayr, Stephen J. Gould y John A. Endler.

Aunque para Darwin (1859) su razonamiento no es un sistema axiomático propiamente tal, apuntaba hacia la axiomatización cuando afirmó que sus premisas *no pueden ser negadas*, intentando desarrollar un argumento deductivo para la selección natural como elemento central de su teoría. Según sus palabras: *Si bajo condiciones cambiantes de la vida los organismos presentan diferencias individuales en prácticamente casi todas sus estructuras –algo que no puede ponerse en duda–; si debido a su tasa geométrica de aumento, se produce una fuerte lucha por la vida en cierta edad, estación o año –algo que por cierto tampoco puede ser puesto en duda–; entonces, considerando la infinita complejidad de las relaciones entre todos los seres orgánicos y sus condiciones de vida, que causan una infinita diversidad de estructura, constitución y hábitos que les son ventajosos, sería muy extraordinario que no hubieran existido variaciones útiles para el bienestar de cada ser, en la misma manera que muchas variaciones resultaron ser útiles al hombre. Pero si ocurren las variaciones en cualquier ente orgánico, sin duda que los individuos así caracterizados tendrán la mejor oportunidad de ser preservados en la lucha por la vida; y dado el fuerte principio de la herencia, estas tenderán a producir descendencia caracterizada similarmente. Este principio de preservación de la sobrevivencia del más apto, lo he llamado selección natural.*

Se desprenden los siguiente hechos y conclusiones de este párrafo:

Axioma 1: existe variación entre los organismos.

Axioma 2: hay una lucha por la existencia.

Proposición 1: hay una preservación de los individuos seleccionados (selección natural). Sin embargo, la proposición de la selección natural no es tan simple. La aserción de *lucha por la existencia* no se sustenta sin información adicional ni tampoco es autoevidente. La información adicional no proviene de la propia naturaleza, *sino de la economía*, contraviniendo la primera y tercera normas axiomáticas especificadas arriba. La conclusión es entonces errada debido a una transgresión lógica. Consecuentemente, los fundamentos axiomáticos de la selección natural son erróneos y la teorización, construida a partir de esa transgresión, es falaz, en el mejor de los casos (Brady, 1982).

El largo argumento de Darwin corresponde a lo que en lógica se conoce como *sorites*, una figura retórica cuyo razonamiento se construye por concatenación de varios enunciados verdaderos de forma capciosa. En su construcción, la conclusión del silogismo precedente se toma como premisa del siguiente hasta que se llega a conectar el antecedente del primer silogismo con el consecuente del último. Así, partiendo de premisas verdaderas se puede introducir fácil, y gradualmente, una falsedad lógica. Las *sorites* generan silogismos sin mencionar ciertas premisas que se incluyen tácitamente en la conclusión (Brady, 1982). Ahora bien, si por razones de argumentación coincidimos en la validez de los axiomas de Darwin, la lucha por la existencia inevitablemente se sigue del incremento poblacional mediante varios silogismos que corresponden a la doctrina de Malthus. Pero, ¿cómo sabemos que los organismos estaban compitiendo? ¿Por qué no podría ser una simple tasa de deserción por soltería voluntaria, suicidio, muertes accidentales o alguna otra forma de cooperación? Lo que Darwin agregó en su premisa de la competencia no es derivable solamente de una alta tasa de deserción. La tasa de deserción es solamente un argumento matemático, que no dice nada acerca de la dinámica interpoblacional subyacente (Brady, 1982).

Para J. Huxley (1943), el darwinismo es un vigoroso sistema deductivo *cuyo primer hecho* es el incremento poblacional geométrico. El segundo hecho es que a pesar de esta tendencia, el número de miembros de una especie permanece constante. A continuación, deduce la lucha por la existencia o rivalidad que *ocurre para la supervivencia de la estirpe*. Su tercer hecho es la variación y su segunda deducción, obtenida de la primera y del tercer hecho, es la selección natural. A todas luces, el crecimiento exponencial es una afirmación autoevidente para Huxley y también es válido extraer deducciones a partir de otras previas, como en las *sorites*.

Para Ernst Mayr, la lógica del darwinismo consiste de tres inferencias ba-

sadas en cinco aserciones, parcialmente derivadas de lo que denomina *ecología poblacional* y, parcialmente, de fenómenos hereditarios (Mayr, 1982).

Primer hecho: todas las especies tienen tan alto potencial de fertilidad que su tamaño poblacional se incrementará exponencialmente, si todos los individuos que nacen se reproducen exitosamente. Esta aserción, al igual que la de Huxley, no es autoevidente. La reproducción es un atributo innegable de la vida que no puede por sí solo validar la competencia interespecífica.

Segundo hecho: con excepción de las fluctuaciones, las poblaciones normalmente se mantendrán estables.

Tercer hecho: los recursos naturales son limitados y en un ambiente estable se mantienen constantes.

Primera inferencia: como se producen más individuos que los que pueden mantenerse por los recursos disponibles (mientras el tamaño poblacional permanezca estable) debe haber una feroz lucha por la existencia entre los individuos de la población. Ello resulta en la sobrevivencia de solo una parte, a menudo muy pequeña, de la progenie en cada generación. Agrega Mayr que estos hechos se derivan de la *ecología poblacional* de Malthus, que permitió extraer importantes conclusiones al combinarse con conocimiento genético.

Cuarto hecho: no existen dos individuos que sean exactamente iguales; más bien, cada población exhibe una enorme variabilidad.

Quinto hecho: mucha de esta variación es heredable.

Segunda inferencia: la sobrevivencia en la lucha por la existencia no es al azar, sino depende en parte de la constitución hereditaria de los organismos sobrevivientes. Esta sobrevivencia desigual constituye un proceso de selección natural.

Tercera inferencia: con el paso de las generaciones, la selección natural conducirá a un cambio gradual y continuo de las poblaciones, esto es, a la evolución y a la producción de nuevas especies. Mayr (1982) critica vigorosamente a los historiadores de la biología evolutiva, quienes sostienen que la doctrina socioeconómica de Malthus fue el trampolín intelectual que permitió a Darwin postular la teoría de la selección natural. Pero no entrega citas.

En su análisis, Mayr elimina el axioma autoevidente de la *variación* propuesta por Darwin e inicia su análisis con el axioma de la superfecundidad. Su segundo hecho es la estabilidad, descontando las fluctuaciones. Esta aseveración difícilmente autoevidente es más bien su trampolín que justifica tanto el equilibrio de Hardy-Weinberg como el de la genética poblacional, desarrollada para explicar la selección natural (Gilbert, 2000b). Su tercer hecho autoevidente en relación a los recursos limitados descansa en la transgresión malthusiana ya expuesta. La obra de Malthus no es un tratado de ecología

poblacional, sino de economía. Finalmente, su primera inferencia requiere el condicionamiento **si** para que funcione su narrativa, en vez de analizar la validez lógica de los fundamentos de Darwin.

En **La Estructura de la Teoría Evolutiva,** Gould (2002) se refiere al corazón silogístico de la selección natural. Este corresponde a una representación pedagógica estándar del mecanismo abstracto, basado en tres aserciones de hechos innegables:

1) Superfecundidad: todos los organismos producen más descendientes que los que pueden sobrevivir.

2) Variación: todos los organismos varían y cada individuo posee rasgos distintivos.

3) Herencia: al menos parte de esta variación se hereda a la descendencia, independiente del mecanismo de transmisión.

4) Selección natural: si aceptamos las aserciones 2 y 3 de hecho, es decir, como autoevidentes, el principio de selección natural se deriva de esta lógica silogística. Incluso el elefante asiático podría sobrepoblar el continente si todos sus descendientes sobreviviesen y se reprodujesen. La construcción axiomática de Gould (como la de Mayr y Huxley) repite la superfecundidad como premisa mayor derivada de la economía malthusiana. Curiosamente Gould no menciona a Malthus ni en conexión con los axiomas fundamentales ni tampoco en la vasta literatura de su obra. Gould yerra cuando presume que la selección natural no resulta de la competencia sino de la superfecundidad, de la variación y la herencia. Aparentemente, al tratar de evitar el pantano lógico de la lucha por la existencia, culmina su análisis dejándonos con una selección natural aleatoria en donde el exquisito diseño de la naturaleza sería un efecto colateral superfluo o inexistente.

En este punto, es necesario detenerse a examinar si la superfecundidad es axiomática y, por lo tanto, autoevidente. Difícilmente muchos órdenes de mamíferos (arciodáctilos, perisodáctilos, dermópteros, proboscídeos, quirópteros, pinnipedios, cetáceos, etc.) podrían considerarse superfecundos si paren generalmente una cría y su período de preñez, como en los elefantes, es de aproximadamente un año. Ante tal objeción insalvable, ¿no debería entonces existir una explicación diferente para los animales *hipofecundos*? La afirmación de que los elefantes poblarían la tierra si no fuese por competencia irrestricta, es un pseudo argumento, artificiosamente expuesto por Darwin para apoyar y promover su argumentación.

Endler (1987) considera la selección natural no como un resultado sino como un proceso en el cual:

1) Si la población presenta variación interindividual en algún atributo o rasgo, se da pie al principio de variación.

2) Si existe una relación consistente entre el rasgo y la habilidad reproductiva, la tasa de fertilización, la fecundidad, y/o la sobrevivencia, se desprende una diferencia en la adecuación.

3) Si hay una relación consistente para el rasgo (que es parcialmente independiente de los efectos ambientales comunes), se obtiene la herencia intergeneracional.

Entonces:

1) La distribución de frecuencia del rasgo diferirá entre los estadios de historia de vida, más allá de lo que se espera por la ontogenia.

2) Si la población no está en equilibrio, entonces la distribución de los rasgos de los descendientes será diferente que la de sus progenitores, más allá de lo que se espera solo de las condiciones 1 y 2.

Esta deducción del proceso evolutivo es lógicamente errada, porque se basa en una serie de condicionantes imprescindibles *(si, entonces)* que al final introducen una falsedad lógica, y porque la condición de equilibrio (no establecida en la premisa inicial) viola los principios axiomáticos. Además, las diferencias en la adecuación requieren información adicional e involucran parámetros muy poco conocidos. El resultado es heurísticamente deficiente al no permitir predicciones cuantitativas verificables (Scriven, 1959).

Se colige, luego de este apretado análisis, que la formulación axiomática del neodarwinismo está basada en una falacia lógica al rebalsar los límites del dominio biológico y transgredir la independencia de los axiomas. Pero además, cada uno de los autores mencionados ha construido un esquema silogístico según sus preferencias, restando credibilidad a sus respectivos análisis y reflejando simultáneamente una comprensión parcial del tema.

Pero las críticas no son nuevas. El eminente zoólogo francés Pierre Grassé (1977) que desconfía de la evolución como proceso y prefiere hablar de *transformaciones*, advertía: *hoy día nuestra obligación es destruir el mito de la evolución, considerada como un fenómeno comprendido y explicado que se despliega frente a nosotros. Los biólogos deben animarse a pensar en la debilidad de las interpretaciones y extrapolaciones que los teóricos presentan o imponen como verdades establecidas. El engaño es a veces inconsciente, pero no siempre, ya que algunas personas debido a su sectarismo, intencionadamente pasan por alto la realidad y se niegan a reconocer la disparidad y falsedad de sus creencias.* Concluye expresando que *quizás en esta área de la biología no podamos ir más allá: el resto es metafísica* (Grassé, 1977). En esta misma línea crítica, Lynn Margulis, propulsora de la teoría endosimbiótica, sostiene: *el neodarwinismo solo será recordado como una secta religiosa menor dentro de la expansiva presunción de la biología anglo-sajona del siglo XX.* (Mann, 1991).

En síntesis, la teoría de Darwin como sistema axiomático es ideológica-

mente errada. La naturaleza no es un campo de batalla donde la selección natural guíe el proceso en una marcha incesante hacia el progreso. La enorme biodiversidad amazónica o la de Borneo y Sumatra, por ejemplo, contradicen la idea de un campo de batalla. Es imposible mantener ecosistemas tan complejos y diversos mediante competencia rampante. La permeabilidad genética bacteriana, ejemplificada por la TGL que opera a lo ancho del árbol de la vida y la poliploidización mediante hibridización de linajes, señalan interacciones genéticas positivas que interpelan a las presunciones fundamentales del neodarwinismo. Dicho paradigma proyecta una visión distorsionada de la vida, toda vez que se refiere a *la economía de la naturaleza* como un axioma autoevidente. Esto es útil para darle prestancia a la teoría y posteriormente justificar los retruécanos del capital y de la economía de libre mercado, con la cual se entrelaza gordianamente (Koonin y Wolf, 2012).

La vision semántica de la teoría evolutiva

En su contexto axiomático, las teorías no pueden usarse interactivamente si es que son verdades autoevidentes. Pero las leyes de la teoría evolutiva son en principio deducibles de otros principios más generales y finalmente, a partir de sus propios axiomas (Griffiths, 1997). A partir de la genética poblacional, el filósofo de las ciencias Michael Ruse (1973) ha realizado un serio intento de axiomatización del neodarwinismo. Pero en la práctica, se necesita agregar numerosas presunciones, subsidiarias de las leyes iniciales, para permitir una aproximación diferencial, ya sea de principios derivados de otras leyes, conductas o fenómenos. Dennett (1995) sostiene que la evolución es un algoritmo. Sin embargo, uno se cuestiona de qué sirve esta tesis para comprender tanto el proceso como la teoría evolutiva. Además, dicha afirmación es metafísicamente incorrecta, porque un algoritmo es un conjunto ordenado de operaciones sistemáticas que permite hacer un cálculo y hallar la solución de un determinado problema abstracto. Desde esa perspectiva, la teoría evolutiva quedaría reducida a un constructo mental en cuanto regla formal.

La visión de recepción y la axiomática constituyen el corazón epistémico del positivismo lógico como intento de dar una explicación precisa a una concepción vaga, juzgada por sus estándares de exactitud. No obstante, según los filósofos estadounidenses de las ciencias, esa visión no logró sus objetivos. Entonces pareciera natural pensar que la visión semántica lo haría mejor, si se juzgaba por los mismos parámetros. Pero esos filósofos no han podido poner a prueba la visión semántica con la misma severidad empírica con que pusieron a prueba la visión de recepción (Depew y Weber, 1996). La recepción

se concentra en tratar de presentar un análisis general lógico y estructural de todas las teorías que sean epistémicamente reveladoras y de sus conexiones con la evidencia mediante experiencia y observación (Suppe, 1977). Por eso se alega que no hay razón aparente para dejar de creer que las teorías científicas son sistemas hipotético-deductivos.

Semánticamente, las teorías científicas se miden por su alcance, con el fin de que presenten una descripción generalizada de los fenómenos dentro del rango de alcance propuesto. Esta aproximación les permite contestar una cantidad de preguntas acerca de los fenómenos y sus mecanismos subyacentes (Depew y Weber, 1996). Las preguntas típicamente incluyen peticiones sobre las predicciones, las explicaciones y descripciones de los fenómenos. Los filósofos de la ciencia tienden a ignorar el hecho de que dichas descripciones a menudo se realizan en términos de sus estructuras subyacentes. En tal sentido, si se ejecutan en términos del lenguaje teórico, a menudo son problemáticas. Por eso, para algunos semánticos una teoría es adecuada en la medida en que uno de sus modelos represente el mundo y sea independiente del lenguaje (Halvorson, 2012).

El núcleo de la visión semántica sostiene que los modelos usados en las ciencias empíricas lo son en un sentido lógico. Entonces, el modelo semántico consiste en la cartografía de los sistemas matemáticos y dicho concepto de modelo es el mismo que para las ciencias empíricas. Pero como la visión semántica rechaza la construcción de teorías científicas como grupos o conjuntos de aserciones relacionadas lógicamente, no sirve para la noción de verdades fácticas (Mahner y Bunge, 1997). Efectivamente, una teoría de representación tiene que estar de acuerdo con sus exigencias tanto semánticas como ontológicas (Frigg, 2006).

Las teorías no son una recopilación de proposiciones o aseveraciones, sino más bien entidades extra lingüísticas descritas y caracterizadas por diferentes formulaciones, donde lo que las hace importantes es el conjunto de modelos (Suppe, 1977). Esta aserción puede ser la que algunos semánticos creen, erróneamente, que apoya las ideas de Darwin. En efecto, para Lloyd (1983) la *consiliencia (i.e.,* la capacidad de una hipótesis para explicar al menos dos clases de fenómenos conocidos), la simplicidad y las analogías que usa Darwin como apoyo a sus palabras, ejemplifican una aproximación semántica, aunque ello no transforma su laxa narrativa en una teoría semántica.

La teoría semántica consiste de al menos dos concepciones: la estructuralista y la semántica propiamente tal. Esta división no solamente ayudaría al empirismo constructivo sino que también serviría para elaborar una filosofía realista y acotada de la ciencia. El realismo considera de gran importancia la estructura que describe a la teoría científica, apoyándose en que el mundo es

isomórfico a los modelos planteados. Es decir, el modelo nos instruye acerca de la naturaleza de la realidad solo si es que asumimos que representa una parte específica (o ciertos aspectos) del mundo que estamos investigando. Aquí, el concepto de modelo denota cierto tipo de objeto matemático que lleva implícita una hipótesis teórica (Suppe, 2000).

Bajo la doctrina de la recepción de las teorías científicas, no se puede tomar en consideración las reglas de correspondencia que las relacionan con un fenómeno particular. Por ejemplo, la relación entre selección natural, genética poblacional y teoría de la herencia, no logra unificarlas como un cuerpo coherente. Esta limitación implica que el método axiomático no describe adecuadamente al neodarwinismo, tomado como el paradigma evolutivo por antonomasia (Thompson, 1986; Lloyd, 1986). Entonces, *analizan* semánticamente la axiomatización que realizó Ruse (1973) usando la genética poblacional y la mendeliana como pilares fundamentales de la teoría evolutiva. Ruse demuestra que el principio o ley de Hardy-Weinberg puede deducirse de la primera ley (segregación) y segunda ley de Mendel (redistribución independiente). Por lo tanto, ese principio sería un axioma de la genética poblacional mendeliana, pero las leyes de Mendel no lo serían: pasarían a ser un producto derivable de la evolución porque la teoría es modificada por el proceso evolutivo mismo (Beatty, 1980). La herencia es simplemente una presunción de la teorización evolutiva (Thompson, 1986). Pero hay más, porque las leyes de Mendel y el principio de Hardy-Weinberg no describen situaciones de cambio sino de equilibrio. Consecuentemente, la axiomatización no pasó la prueba. La simple consideración de que la teoría genético-poblacional equivale a la evolución (evolución = cambios en las frecuencias alélicas) es rechazada debido al reduccionismo extremo que le inyecta a la evolución. Adicionalmente, el modelo algebraico que define la genética poblacional es limitado, básico y válido para un solo *locus* dialélico (Hartl y Clark, 1998). Consecuentemente, su alcance es ínfimo. Recuérdese que la genética poblacional de Sewall Wright (1978) no es una formulación independiente de la selección natural, sino que se formuló precisamente para probarla algebraicamente (Gilbert, 2000b). Pero en su defensa semántica de la selección natural y de la herencia como teorías primordiales de la evolución, Thompson (1986) da vuelta el argumento recién expuesto. Sostiene que sin la selección natural la genética poblacional no podría predecir los cambios, puesto que es una formulación para condiciones de equilibrio. He aquí un hermoso ejemplo de circularidad de argumentos: mediante la genética poblacional explico la selección como factor que altera las frecuencias alélicas… y con la selección se da dinamismo a la genética poblacional para que elimine a los menos aptos y se produzcan cambios en las frecuencias alélicas. Y hablando de aserciones contradictorias y carentes de

contenido, en otro párrafo Thompson agrega que, aunque la genética poblacional no sea suficiente para dar cuenta del cambio evolutivo, no quita que tenga un rol central en la teoría evolutiva.

Retomando la selección, los filósofos del siglo XIX veían en la física newtoniana un modelo paradigmático de teoría científica, aunque las leyes del movimiento newtoniano no podían ser comprobadas directamente. Darwin estaba consciente de que, a partir de la evidencia, la selección natural no podía ser puesta a prueba directamente. Al respecto escribió: *cuando llegamos a los detalles, no podemos probar que alguna especie haya cambiado; ni tampoco que esos supuestos cambios sean beneficiosos, lo que constituye las bases de la teoría. Tampoco podemos explicar por qué algunas especies han cambiado y otras no* (Darwin, 1919, citado por Lloyd, 1983). Lo mismo se aprecia en la carta que Darwin (1919) escribe sobre F.W. Hutton: *es uno de los pocos que ven que el cambio de las especies no puede ser probado directamente, y que la doctrina deba hundirse o nadar si es que agrupa y explica fenómenos. Es realmente curioso como pocos la juzgan en esta forma, que claramente es la forma correcta*. Esta aserción nunca podrá ser verificada al no poder cuantificarse universalmente. Si no se encuentra un factor ambiental que explique por qué los pájaros de pico más largo son más fecundos, es que no se ha observado o analizado suficientemente. Entonces la teoría de la selección natural se nos revela como metafísica más que científica: siempre será verdadera bajo cualquier circunstancia (Lewontin, 1972). Pero si debido a actividad enzimática diferencial las manchas negras de las mariquitas difieren entre lugares polucionados y prístinos, el resultado es un triste éxito para los seleccionistas. La explicación se basa en la selección de polipéptidos con mayor estabilidad térmica. Un logro de escasa monta, pues la selección actuaría sobre los estados del carácter, explicados estos por la biología molecular y no por la selección natural (Lewontin, 1972).

En otras palabras, las subteorías neodarwinianas están bien: pero el filtro para calibrar su nivel está errado, porque carece de valor heurístico (Depew y Weber, 1996). En cambio, la visión semántica permite la interacción coherente de estas dos subteorías. Consecuentemente, el criterio semántico pareciera ser mejor (Thompson, 1986; Lloyd, 1986). Informo al lector que las conclusiones de los autores referidos no se sustentan en ningún análisis metalingüístico. No obstante, semánticamente, las teorías son descripciones de sistemas abstractos o ideales llamados *modelos,* usados para explicar el mundo natural (Lloyd, 1986; Griffiths, 1997). Curiosamente, los semánticos no discuten el alcance de la selección ni de la genética poblacional, porque si bajo la visión axiomática no reúnen los requisitos para ser consideradas teorías propiamente tales, el neodarwinismo enfrenta un escollo insalvable.

La visión semántica deja la impresión de que la filosofía estaría *errada,* porque su criterio evaluativo axiomático reduce el neodarwinismo a una aseveración metafísica. Sin embargo, para algunos filósofos semánticos, el neodarwinismo representa la verdadera Teoría Evolutiva (Barbieri, 2003). Posiblemente este sesgo incida en que se la trate con tanta condescendencia porque, ¿cómo podría estar errada la más grande, amplia y profunda teoría de la evolución si su valor heurístico es universalmente reconocido? Aparentemente, la filosofía semántica de las ciencias, impulsada por Suppe (1977), parece haber confeccionado un traje a la medida para asentar al neodarwinismo como entidad matemática con rango de teoría.

Para otros, en cambio, la complejidad de los sistemas biológicos, sumada a la confianza en los modelos teóricos del desarrollo y el empirismo de las hipótesis biológicas, se alejan del realismo (Horan, 1988). En efecto, la naturaleza compleja de las ciencias biológicas contrasta diametralmente con la simpleza y uniformidad de la física. Por lo tanto, el uso de modelos teóricos crea una tensión irresoluble entre la fuerza explicatoria y el poder predictivo de las hipótesis. Las leyes físicas, como medida de la ciencia, generan un antagonismo entre la verdad y la explicación. Así, se generan modelos teóricos que, al ocupar el centro de la explicación científica, se apartan de la realidad.

Un loable esfuerzo de biología semántica, como rama de la lógica que se preocupa del significado, lo constituye el libro de Barbieri (2003). Allí se estudia la conexión entre la información y las estructuras mediante cuatro principios generales relacionados con problemas del desarrollo ontogenético. El primero es la *epigénesis* como propiedad que incrementa la complejidad del individuo. El segundo expresa que, para alcanzar la complejidad convergente, se reconstruyen las estructuras a partir de *información incompleta*. El tercer principio expresa que los procesos epigenéticos requieren *memoria*, señalando que debe existir algún tipo de repositorio de información. Su cuarto principio, de la epigénesis, requiere de los *códigos orgánicos* (genéticos y culturales). Esta visión, al igual que la dinámica sistémica, se aleja de su homóloga newtoniana con trayectoria lineal entre genotipo y fenotipo (Weber, 2010, 2011). En lo referente al origen de la vida, sostiene que entre el genotipo y el fenotipo debe existir el *ribotipo,* donde el ARN cubre el vacío entre ambas dimensiones y, al hacerlo, otorga significado al sistema. Y aunque su visión semántica sigue siendo darwiniana, se centra en la información, el desarrollo (Gilbert y Sarkar, 2000) y las propiedades emergentes propias de los sistemas complejos (Weber, 2011).

La aserción más ambiciosa de Barbieri es que la vida evolucionaría a través de convenciones naturales y también por selección. Con respecto al desarrollo mental, esgrime consideraciones similares, especialmente con relación al

lenguaje. Un tipo de memoria orgánica daría cuenta de la adquisición de las capacidades que aparecen en las primeras etapas ontogenéticas del lenguaje. Posteriormente entraría en juego otra memoria mediante códigos absolutamente indispensables, donde la emergencia de nuevos códigos sería una innovación clave en la historia de la vida y de la mente. La teoría semántica de Barbieri también se aplica a la cultura, copnsiderándola una totalidad supraorganísmica, concreta y real como las especies; en su visión, tanto la vida como la cultura habrían evolucionado a través de selección natural y convenciones naturales. Respecto de la cultura, la analoga a los genotipos, aunque aquella dependería de una memoria extrasomática. Finalmente, los grandes eventos macroevolutivos habrían estado siempre asociados con la aparición de nuevos códigos orgánicos (Barbieri, 2003).

Filosofía popperiana, método hipotético-deductivo y creacionismo

La historia y el ejercicio de las ciencias señalan que las hipótesis y nuestra visión del mundo, construida a partir de ellas, se modifican cuando los datos sobrepasan el alcance del marco conceptual o son inconsistentes con los modelos usados para sintetizar y representar la realidad empírica. Este proceso autorregulatorio es a su vez el corsé y la fortaleza del método científico. Sin autocorrección, la ciencia no se diferenciaría de un dogma. El estudio de la evolución es un caso paradigmático.

Modelos biológicos

El estudio de fenómenos científicos complejos requiere de simplificaciones que mantengan, en la medida de lo posible, la esencia del fenómeno a explicar. Un modelo es una descripción simplificada de un sistema posible de evaluar Por ejemplo, un mapa topográfico es un modelo del territorio. Un mapa muy simple incluirá unos pocos símbolos que señalen puntos geomorfológicos importantes, pero no entregará información sobre la complejidad del área. Pero si el modelo es demasiado complejo, se reduce su aplicabilidad (Pigliucci y Schlichting, 1997). Muchos procesos y fenómenos evolutivos complejos se representan mediante modelos biológicos, con el fin de reducir sus elementos constituyentes y relaciones complejas a un número reducido de variables. Pero el modelo no es la realidad.

En su forma más básica, la ciencia es una búsqueda de la verdad de la existencia. Históricamente, ha heredado este énfasis de los teólogos, quienes tra-

taban de encontrar la verdad del dominio metafísico. La separación posterior entre la ciencia y la religión definió esta búsqueda en función del método de análisis, enraizado en el empirismo.

En toda actividad humana que requiera usar la razón, es preciso establecer principios lógicos que orienten nuestro pensamiento, con el fin de discernir si estamos deduciendo, infiriendo o concluyendo adecuadamente a partir de las premisas originales. Aquí cobra relevancia la epistemología, como rama de la filosofía que estudia la naturaleza del conocimiento, sus presuposiciones, fundamentos, extensión y validez. En otras palabras, la pregunta debe ser: ¿cómo sabemos algo respecto de la naturaleza?

El método hipotético-deductivo

El pensamiento científico se ha enriquecido mediante hipótesis, sustentadas por la acumulación de datos positivos. Estos elementos, consistentes con la formulación hipotética inicial, forman la médula del inductivismo. Uno de sus problemas es que la verdad de las premisas no garantiza la verdad de la conclusión. No podemos alcanzar una verdad universal e inobjetable por sumar eventos. Por ejemplo, consideremos la siguiente afirmación: *todos los cisnes son negros*. Si salimos a contar cisnes que resultan ser todos negros, no podemos concluir universalmente que *todos los cisnes son negros*. Es lógicamente posible que el próximo cisne sea de otro color o que en otra área existan cisnes marrones o bicoloreados. En su crítica al pensamiento inductivo, Hume va aun más lejos y sostiene que no solo es posible que existan cisnes de otro color, sino que la inducción no da razones para creer lo contrario. Así, estas afirmaciones, construidas desde lo particular a lo general, reafirman la proposición inicial aunque no sea necesariamente verdadera. Efectivamente, la aparición de un solo cisne de otro color desacredita a la afirmación inicial. Entonces hay que formular otra hipótesis sobre el color de los cisnes. Por esta razón, se considera que el pensamiento inductivo no es el mejor método para edificar teorías científicas con solidez empírica.

Otra forma de evaluar premisas es mediante deducción. En estos casos, a partir de una hipótesis inicial se extrae una predicción lógica que luego se pone a prueba. Esta contribución epistemológica deriva del trabajo de Karl Popper (1902-1994). En sus obras **Objective Knowledge, an Evolutionary Approach** (1972) y **Conjeturas y Refutaciones** (1972) desarrolla ampliamente su pensamiento. A diferencia del inductivismo, en un argumento deductivo válido, la verdad de las premisas garantiza la verdad de la conclusión.

Popper (Popper, 1972a, b, 1990) critica la verificabilidad del inductivismo y argumenta que solo el criterio de «falseabilidad» permite demarcar la cien-

cia de la no-ciencia: si es imposible probar que una determinada hipótesis es falsa, no pertenece al dominio empírico y se la considera no-ciencia. La demarcación nos enfrenta al principio de verificación, que solo permite corroboración empírica. Usando este criterio, la visión creacionista del mundo (y sus variantes) no es científica, porque no puede ser puesta a prueba bajo ninguna circunstancia. Las esferas de lo sagrado se mueven en el ámbito del dogma teológico, no de la ciencia. Por lo tanto, los intentos científicos no deben orientarse a probar inductivamente la validez de los modelos, sino a probar deductivamente si son o no falsos. Contra más robusta sea una hipótesis frente a las pruebas o intentos de refutarla, más incrementa su valor de verdad, porque el conocimiento crece mediante la eliminación de incertezas *(Figura 14-1).* Para otros, la refutabilidad es deseable, pero no es necesaria ni suficiente para la cientificidad. Por ejemplo, las teorías hipergenerales, como la existencia de campos gravitacionales, la comprensión del lenguaje o la teoría sintética de la evolución, son incontrastables. Solamente los modelos teóricos específicos pueden ser puestos a prueba empíricamente (Bunge, 2004).

Retomando la aseveración *todos los cisnes son negros*, Popper sostiene que tal argumento no puede ser verificado o confirmado, pero sí puede probarse que es errado (o refutable) si se reporta un solo cisne de otro color *(e.g.,* blanco), verificando de inmediato la afirmación. En otros términos, la existencia de cisnes blancos no puede ser refutada, aunque aparezcan cisnes de otros colores. El contraste entre verificación y refutación también puede ejemplificarse suponiendo que alguien argumentase a favor de la existencia de fantasmas o extraterrestres. Tal proposición es no-científica, por irrefutable, porque ¿cómo podríamos poner a prueba esa hipótesis? ¿Cuál sería la hipótesis alternativa? No obstante, la hipótesis sobre la existencia de los fantasmas podría ser verificable si se lograra verlos, fotografiarlos, grabarlos, etc. En este sentido, Popper enfatiza *la asimetría entre la imposibilidad de probar lo verdadero y la posibilidad de probar lo falso*, al decirnos que la afirmación *todos los cisnes son negros* puede ser refutada definitivamente con solo observar un solo cisne de otro color. Entonces, lo que sí se puede aseverar con certeza (luego de reportar la existencia de un cisne no-negro) es que *no todos los cisnes son negros*.

Y hablando de formulaciones teóricas, las teorías científicas son constructos mentales; sin embargo, no son conjeturas carentes de conocimiento cierto ni, tampoco, hipótesis confirmadas. Las teorías son constructos hipotético-deductivos estructurados mediante un sistema organizado de hipótesis con diferente grado de corroboración, que dan cuenta de fenómenos o de un conjunto de problemas generales de la realidad empírica (Popper, 1972a, b, 1990). Una teoría científica como conjunto de hipótesis, principios y leyes

interconectadas, permite explicar fenómenos amplios de la realidad. Una teoría debe tener capacidad predictiva, principios explicatorios, capacidad unificadora, consistencia interna y valor heurístico. Semánticamente, sus términos y conceptualización teórica deben ser claros, precisos y libres de contradicciones internas.

La historia de las ciencias señala que las teorías se reemplazan o descartan por anacrónicas debido a que el nuevo conocimiento exige reformular el marco teórico tanto en amplitud como en profundidad. Así, las teorías son provisorias y tienen validez hasta que se demuestra que son erradas. El reemplazo generalmente se construye sobre la base del modelo anterior (Mayr, 1982). Por ejemplo, la teoría newtoniana de la física no pudo explicar los fenómenos subatómicos. En cambio, la teoría de la relatividad tiene mayor

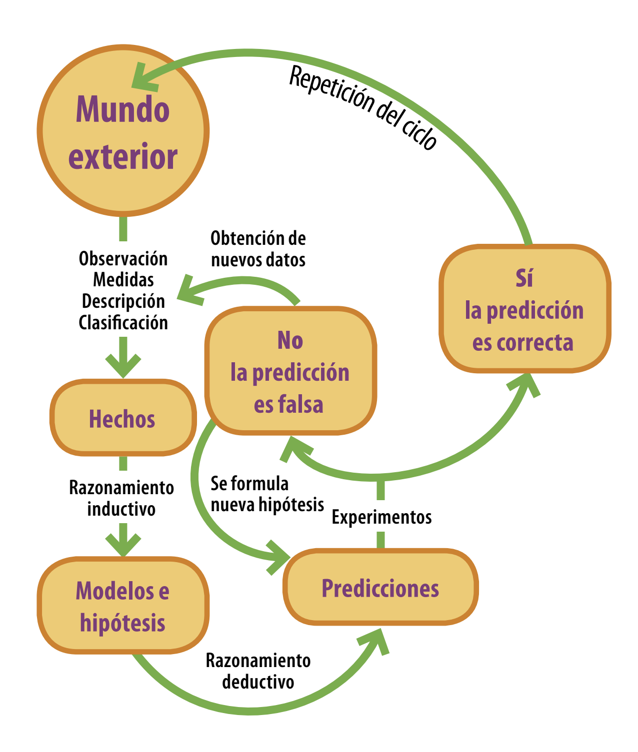


Figura 14-1 Método hipotético-deductivo y ciencia
Diagrama que detalla el procedimiento general del método científico de acuerdo a una aproximación hipotético-deductiva. El proceso se inicia con las observaciones y continúa con la formulación de una hipótesis empírica. Luego de obtener los resultados, estos se evalúan en relación a las predicciones derivadas de la hipótesis inicial. Si el resultado es consistente con la predicción, se dice que la hipótesis ha sorteado con éxito la primera comprobación. De lo contrario, el conflicto entre los datos y la predicción derivada del modelo lleva a formular una nueva hipótesis.

poder explicativo al poder lidiar con las preguntas que eran paradójicas o sin respuesta bajo el marco de la formulación previa. Al aplicar estos criterios a la teoría evolutiva se aprecia mucha controversia, pero consenso en cuanto a que se trata de muchas subteorías subsidiarias conectadas.

Creacionismo y evolución

Las religiones occidentales de origen judeo-cristiano sostienen que el mundo es una creación de Dios *(Figura 14-2)* que, como principio sobrenatural, protege y se le puede contactar mediante plegarias. También sostienen que los milagros suceden y que la vida continúa después de la muerte. Estas creencias han generado una fuerte discrepancia con el pensamiento evolutivo y alimentado los temores derivados de la creencia en que la evolución diluye o niega la base de los preceptos morales y de conducta ética *(Figura 14-3)*.

El incidente paradigmático suscitado entre Huxley y el obispo Wilberforce (apodado *Sam el Jabonoso)* refleja la pugna entre ciencia y creacionismo. Este

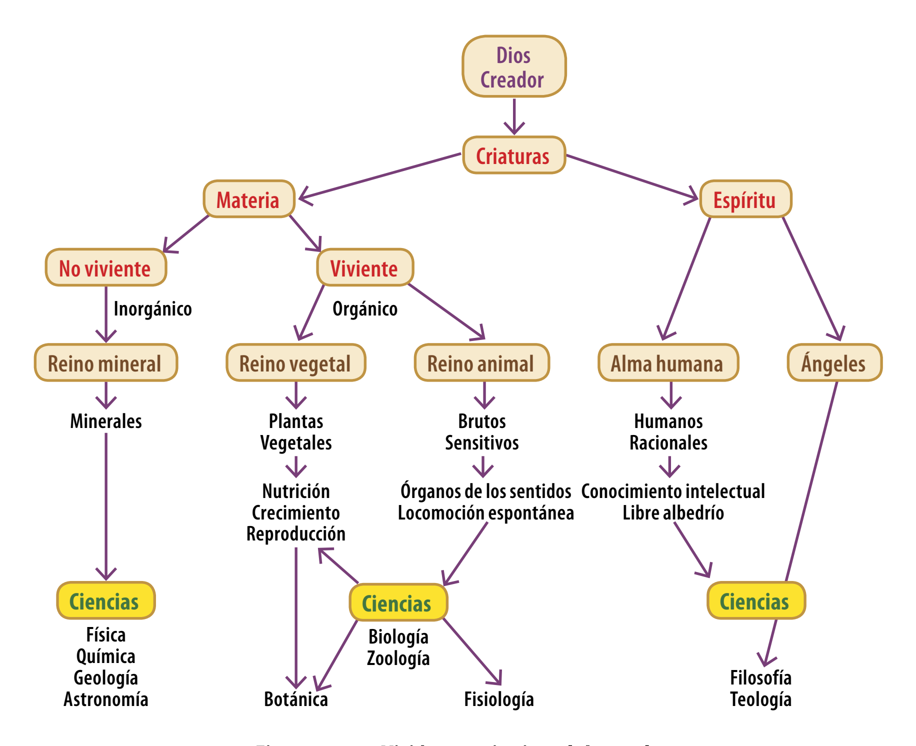


Figura 14-2 Visión creacionista del mundo
Este esquema dicotómico se inicia con un creador que forma la materia y el espíritu. Ambos dominios se consideran con la misma realidad sustancial porque son parte de la creación.

último adhiere a una posición teísta al argumentar que Dios estableció las leyes naturales de la física y permitió que el mundo se desarrolle por sí solo, de acuerdo a tales principios. Esta argumentación representa a la falacia naturalista y supone, *a priori*, que todo lo natural es bueno. Como corolario se desprende que *las leyes naturales* no solo corresponden a regularidades de la naturaleza, sino que son principios ligados moralmente. Esta ideología se afirma en la confusión entre lo que es y lo que debe ser (Spinoza, 1994). La ciencia no puede decir si las afirmaciones creacionistas son correctas o erradas, porque no pertenecen al dominio empírico. Pero sí puede, y con fuerza, afirmar que no todos los organismos aparecieron al unísono. Los procesos de ensamblado químico, desde monómeros a polímeros, la formación del código genético a partir de sus precursores, la fauna de Burgess Shale, etc., tienen distinta data. El principio de autoorganización señala propiedades de la materia que contradicen el argumento del diseño inteligente para explicar la complejidad de los sistemas naturales. El autoensamblado paso a paso no es improbable, sino casi inevitable (Bunge, 2004). La multiplicidad de especies ha sido un proceso largo, no exento de divergencia, *stasis y* extinciones, como

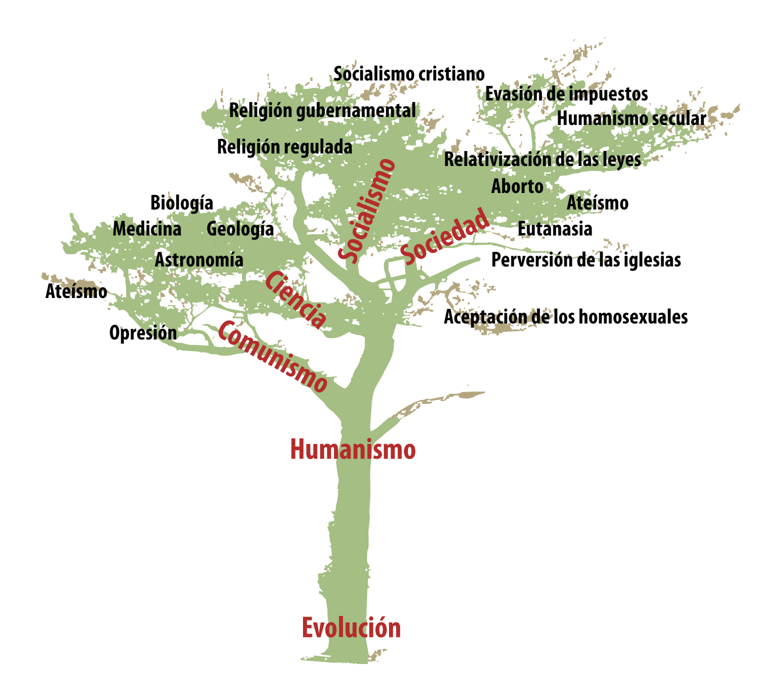


Figura 14-3 El Árbol del Mal según la Sociedad Creacionista de Pittsburgh, USA
Las ideas evolutivas (entre ellas, el comunismo, el ateísmo, la aceptación del aborto, la homosexualidad, etc.) serían la base de la degradación social.

lo demuestra el registro fósil. A diferencia de la palabra transmitida del creacionismo, los fósiles son datos. La crítica, que sin duda es objetiva, dice relación con que la síntesis moderna es una formulación netamente materialista que ha dejado de lado el espíritu humano, como si este no fuese producto del mismo proceso biológico que le dio origen a su anatomía.

Diseño Inteligente: el nuevo atuendo del creacionismo

Una variante del creacionismo, que no desmaya en sus intentos de introducir su visión fundamentalista en la educación de USA, es el llamado Diseño Inteligente (DI). Este dogma afirma la acción de un creador para explicar el origen de toda estructura o proceso bioquímico complejo. La observación de diseños morfológicos sofisticados, la delicada correspondencia entre organismos y ambiente, las conductas elaboradas o la integración de las vías metabólicas han vuelto a revivir el creacionismo bajo un nuevo atuendo que reúne la ciencia con la fe (Behe, 1996; Brumfield, 2005). Para los fundamentalistas religiosos, los diseños de la naturaleza difícilmente pueden explicarse por principios naturales, más bien resultan de la acción de un agente consciente.

Desafortunadamente, la forma escueta y la falta de profundidad epistemológica con que los biólogos moleculares presentan sus hallazgos, no ayudan a clarificar los hechos. En muchos casos pareciese que el resultado mismo fuese la explicación del fenómeno. Por ejemplo, el origen de las vías metabólicas que producen estructuras capaces de discriminar colores, o la cascada de eventos involucrados en la coagulación sanguínea, son difíciles de explicar coherentemente si no se comprende adecuadamente la evolución. Como la activación de cada proteína es interdependiente, la dificultad para establecer la causalidad inicial convence a algunos de la acción de una mente inteligente superior (Behe, 1996).

Pero, epistemológicamente, cabe destacar que la lógica del DI se inicia en el efecto *(i.e.,* la visión) y finaliza en la causa *(i.e.,* un diseñador todopoderoso). Al respecto, aunque los pensadores griegos creían que el diseño resultante al final de una secuencia de eventos podía interpretarse como la causa que lo originó, no implica que, en los fenómenos naturales, los efectos precedan a las causas. La reversión de la causalidad conduce a la falacia teológica de que el fin determina el proceso, o al mito de un agente sobrenatural que urdió la trama de la vida (Russell, 1945). Si la vida es concebida como una creación, no se puede evitar la referencia a un creador, tal como es inescapable pensar que detrás de cada idea hay un pensador, o que detrás de cada reloj existe un relojero. Así, la problemática biológica es trastocada y pasa a conformar un dog-

ma carente de principios explicativos. Existen actualmente muchos intentos de llevar la visión sectaria del DI a las escuelas públicas de USA. Para ello, la coalición entre el Instituto del Descubrimiento y el Foro para la Familia intentan *ayudar a crear un ambiente propicio para que las escuelas promuevan el pensamiento crítico, análisis lógico y discusión objetiva de las teorías científicas.* Esta supuesta objetividad no se limita al estudio de la evolución, sino que se extiende a la interpretación literal del Génesis, como si el objetivo de las sagradas escrituras hubiese sido el mismo que el de un texto científico.

Recientemente, han resurgido esfuerzos creacionistas para incluir la enseñanza del Diseño Inteligente en los cursos de biología de las escuelas públicas de USA. Ante el escándalo de la comunidad científica, la Comisión Interestatal Occidental para la Educación Superior (WICHE) está tratando de facilitar la transferencia de créditos curriculares, de asignaturas que incluyan la enseñanza del creacionismo, entre las instituciones adheridas a la así llamada *iniciativa de pasaporte* (Baltzley, 2016).

Sociobiología o la biologización de las ciencias sociales

Cuando dos disciplinas del conocimiento convergen por fusión en igualdad de condiciones, se generan interfases muy fructíferas. Pero la reducción o subordinación de una disciplina por otra lleva implícita la presunción de exclusividad para comprender los fenómenos complejos. El darwinismo social representa este reduccionismo biológico toda vez que implica que *la sangre habla*. El reduccionismo se opone enfáticamente a las propiedades emergentes y a los niveles de organización, porque toda propiedad es inherente al nivel más elemental.

Otro retoño relativamente reciente que intentó biologizar las conductas sociales desde insectos a humanos, es la sociobiología (Wilson, 1975). Esta disciplina aspiraba a reducir las ciencias sociales a la selección natural, basándose en varias aserciones dogmáticas que implican que el comportamiento social debe entenderse y reconstruirse en términos netamente genéticos. Aplicando la lógica del gen egoísta, se afirma que el organismo no es más que el vehículo para que el ADN haga más copias de sí mismo (Dawkins, 1989). Como consecuencia, existiría una predeterminación genética para las conductas sociales complejas. Los sociobiólogos intentaron explicar de esta manera la paradoja evolutiva de las conductas altruistas ya que, si el individuo se pone en desventaja por socorrer a otro, ¿cómo puede explicarse la evolución de algo tan disparatado, por selección individual? La respuesta se encontró en la *selección de parientes*, un artilugio basado en el coeficiente de endogamia, *F*.

El argumento sostiene que si el organismo altruista apoya a sus parientes cercanos (con mayor probabilidad de haber heredado los mismos genes por compartir ancestros comunes), su adecuación biológica no se vería comprometida y el rasgo incrementaría en frecuencia. Pero hasta la fecha no se han encontrado los determinantes genéticos del comportamiento, de modo que la conducta no parece estar bajo estricto control genético. De lo contrario, ¿cómo se explicaría el cambio social que abolió la pena de muerte o la esclavitud? La adaptación social es rápida, comparada con la lentitud de la adaptación biológica. Además, muchas conductas sociales (ingerir drogas, apoyar tiranos, escuchar música, filosofar, etc.) no tienen trascendencia biológica. Más aun, aunque otorgásemos crédito al asesinato atribuyéndolo a un exceso de testosterona en los delincuentes, queda sin explicarse por qué hay cifras tan dispares entre un gueto de África o Sudamérica y la sociedad japonesa o noruega. En resumen, las diferencias en las conductas individuales tienen raíces históricas y sociológicas complejas, de modo que el determinismo sociobiológico y sus apéndices, como la ética biológica fomentada por el Foro de la Familia de USA, y la *medicina darwiniana*, son meros refritos de reduccionismo fundamentalista disfrazado de ciencia de vanguardia.

Capítulo 15

Naturaleza y Ética



Simbiosis, holobiontes y singamia

10% o más de nuestro peso corporal son bacterias.
L. Margulis, 1991.

El concepto de simbiogénesis fue acuñado Konstantin S. Merezhkovsky en 1909, para referirse a la fusión de dos formas de vida diferentes en una nueva especie. Esta perspectiva, luego de ser considerada como la *figura gris* por el neodarwinismo, se ha convertido en una teoría que amenaza sus presunciones de exclusividad. La pregunta fundamental del paradigma reinante, sobre cómo el mundo físico se relaciona con la evolución, permanece sin respuesta satisfactoria. Para muchos biólogos, las interacciones bióticas conducen el proceso evolutivo, pero solo por ciertos periodos de tiempo. Argumentan que son los cambios en el ambiente físico los que provocan y dirigen los cambios macroevolutivos; razonamiento claramente lamarckiano. Así, la competencia y la predación actúan a corto plazo, mientras que se atribuye al clima, a los eventos tectónicos y oceanográficos, la explicación causal de los patrones regionales y globales vigentes por cientos de millones de años (Voje y cols., 2015). Frente a la visión externalista y extrapolacionista del neodarwinismo, la simbiogénesis representa un nuevo paradigma, basado en la cooperación y en cuya médula radican los factores bióticos *(e.g.,* Evo-Devo, TGL), causantes de la evolución de la forma y de la complejidad genómica (Voje y cols., 2015).

La visión simbiótica, centrada en el concepto de *consorcio*, es una asociación de seres vivos que interactúan genética y funcionalmente en completa armonía. La unicidad genómica del consorcio nos muestra que, desde el nivel molecular hacia arriba, la complementación es más preeminente que la competencia. Epistemológicamente, al difuminarse los límites de la indivi-

dualidad anatómica, se espera que la teoría biológica pueda dar cuenta más adecuadamente de los procesos evolutivos. Además, como un simbionte sirve de hábitat al otro, el concepto de hábitat requiere una ampliación de su capacidad explicativa porque los hechos sobrepasan su alcance teórico. Las asociaciones simbióticas producen drásticos cambios (interacciones genómicas, mutualismo profundo, pérdida masiva de genes, etc.) que reflejan el dinamismo interactivo de lo viviente.

La avalancha de datos genómicos está alterando profundamente nuestra comprensión de la biosfera e inevitablemente nos está llevando a una revisión de conceptos clásicos como la naturaleza de las especies, los límites de la individualidad orgánica y la evolución. Cada vez se nota con más claridad la enorme habilidad que tienen los microorganismos para remodelar sus genomas. En muchos casos sus interacciones colectivas con los virus pueden ser cruciales para enfrentar el estrés ambiental. En tales circunstancias, cabe preguntarse cuán válido es el concepto del individuo biológico aislado, si vemos una continuidad de flujo energético y de transferencia de información desde el genoma nuclear hacia el citoplasma, hacia la comunidad y el ambiente (Goldenfeld y Woese, 2007). Adicionalmente, la genómica comparada ha permitido trazar la proveniencia de los genes, independiente del proceso que los reunió dentro de un mismo organismo. Así, se identifican las huellas evolutivas comunes originadas por TGL, un proceso tan difundido y con tantas implicaciones evolutivas que ha puesto en jaque a la selección natural. Al respecto, Darwin construyó su teoría con un prisma de 700 Ma de alcance, aproximadamente. La simbiogénesis, que cubre aproximadamente 2.000 Ma, abarca eventos mucho más antiguos e importantes para comprender el origen de la complejidad biológica. Una vez que se crea la célula eucarionte por simbiogénesis, la vida gana *momentum.* Los organismos empiezan a interactuar, al igual como lo hacían las macromoléculas en el pretérito profundo y, a continuación, se inicia la evolución de la forma. El proceso crea unidades multicelulares organizadas y quimeras, por fusión de linajes.

Para algunos, las innovaciones evolutivas que establecieron la elección de las proteínas mitocondriales, se desarrollaron por el endosimbionte (perspectiva internalista; Alcock y cols., 2010). Para otros, los organelos de los eucariontes se originaron a partir de endosimbiontes bacterianos, cuya conversión se habría producido por internalización de factores codificados por el huésped. Su progresión habría partido desde la membrana externa de los endosimbiontes hacia el interior (perspectiva externalista; Gross y Bhattacharya, 2009). *(Figura 15-1).*

El concepto de *holobionte* señala que los animales no deberían ser considerados individuos usando criterios anatómicos, fisiológicos o del desarrollo.

Ello debido a que existe una gran diversidad de simbiontes que le permiten al animal completar sus vías metabólicas y servir otras funciones fisiológicas imposibles de lograr por sí solos. Por ejemplo, dentro del intestino de los termites habita *Mixotricha paradoxa*, un protista parecido a un ciliado nadador unicelular, compuesto de cientos de miles de bacterias. Esta asociación ha generado un consorcio que contiene multitudes que transforman a los ter-

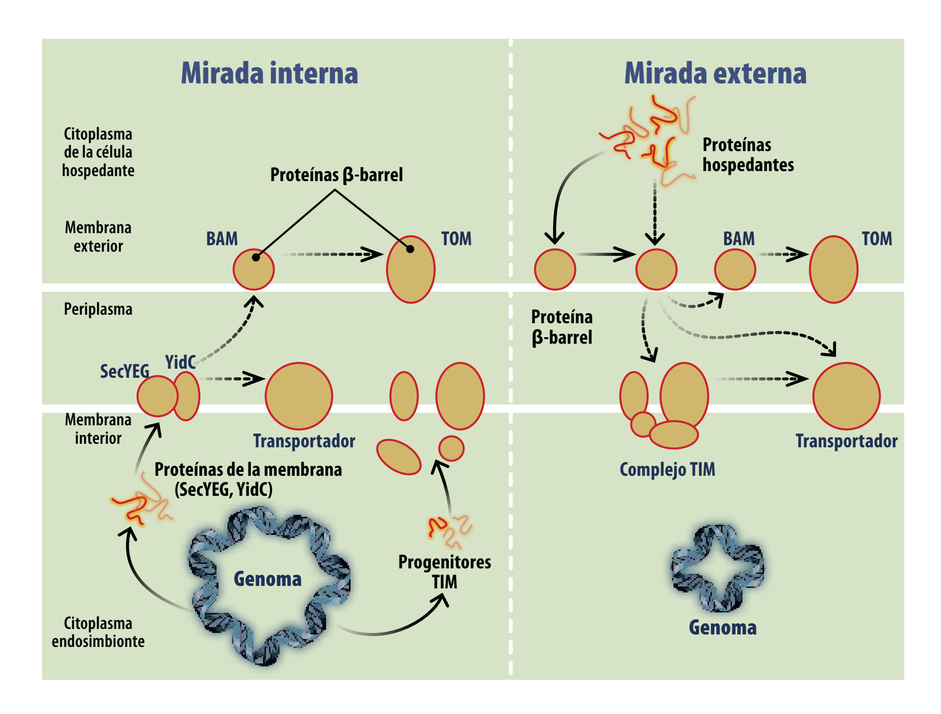


Figura 15-1 Dos hipótesis sobre la evolución de las mitocondrias

La hipótesis interna de la transición desde las bacterias intracelulares a la mitocondria supone que el genoma del endosimbionte codificó complejos proteínicos *(SecYEG* y *YidC)* que facilitaron el ensamblaje de las proteínas bacterianas en su membrana interior *(e.g.,* metabolitos transportadores) y en la membrana exterior (la proteína bacteriana β-barrel BAM). Se presume que la proteína temprana, del complejo TOM *(Tom40),* pudo haber surgido de la proteína bacteriana β-barrel, con afinidad por secuencias de aminoácidos anfipáticos básicos de las proteínas de la célula hospedante. Los progenitores de los componentes importados a la proteína moderna (TIM) también habrían sido codificados por el genoma del endosimbionte. **La hipótesis externa** propone que las proteínas de la célula hospedante ancestral fueron importadas al interior del endosimbionte. Asume que el genoma del endosimbionte es reducido (e incapaz de codificar las proteínas progenitoras de la maquinaria de importación). En este caso, cierta proteína β-barrel de la célula hospedante se habría depositado en el interior de la membrana exterior del endosimbionte. Por lo tanto se habría facilitado la importación de otros componentes de la maquinaria de importación desde la célula hospedante. *(Adaptado de Alcock y cols., 2010).*

mites en *bestias con cinco genomas* (Margulis y Sagan, 2001). Si se elimina cualquiera de estos elementos del consorcio, la macrounidad desaparece. En este sentido, los simbiontes generan un segundo modo de herencia al proveer variabilidad genética que puede ser seleccionada (Gilbert y cols., 2012).

Las asociaciones simbióticas de largo alcance pueden resultar en reducciones o expansiones genómicas extremas en los miembros del consorcio. La línea de separación entre el endosimbionte y sus organelos es tenue (Penissi, 2014). Algunos de estos simbiontes bacterianos tienen genomas con tan reducido número de genes que semejan a los de las mitocondrias/cloroplastos. Además, carecen de genes esenciales para las bacterias, poseen una tasa de evolución proteica extremadamente alta y una gran abundancia de proteínas chaperonas (McCutcheon y Moran, 2011).

La simbiosis por TGL desde diversas bacterias hacia el genoma de un insecto, produce una *asociación anidada.* Tal es el caso de *Tremblaya princeps*, una bacteria cuyo genoma es extremadamente pequeño (139 kb). Es simbionte de la cochinilla de los cítricos, *Planococcus citri. Tremblaya* a su vez posee su propio endosimbionte bacteriano, *Moranella endobia*. Los análisis genómicos han demostrado que la degeneración genética observada en *Tremblaya citri* se debe a la adquisición de ese mismo endosimbionte. Al respecto, se identificaron 22 genes obtenidos por transferencia desde al menos seis linajes de otros géneros bacterianos que complementan los genes que le faltan (Husnik y cols., 2013).

Otro ejemplo muy particular de simbiosis lo constituyen los líquenes: asociación entre un hongo (el micobionte) y su pareja fotosintética (el cianobionte). Este último puede ser un alga (ficobionte) o una cianobacteria (cianobionte). El hongo produce el talo o cuerpo en donde se alojan los fotobiontes. Alrededor del 20% de los hongos y 40% de los ascomicetes son especies formadoras de líquenes (liquenización). La mayoría de los líquenes y los hongos que los forman crecen con extremada lentitud, pero pueden sobrevivir en casi cualquier condición terrestre adversa. Son conocidos por sus productos secundarios que frecuentemente son compuestos antibacterianos y antivirales. El principal problema de la liquenización consiste en que los propágulos del hongo deben encontrar un socio fotosintético adecuado con el fin de resintetizar la simbiosis. Esta asociación mutualista puede darse, por ejemplo, entre el hongo *Endocarpum pusillum* y el alga verde *Diplosphaera chodatii* (Wang y cols., 2014).

Los endosimbiontes también originan interdependencia estable. Por ejemplo, en las cigarras del género *Tettigades*, el endosimbionte *Candidatus hodgkinia cicadicola* se ha dividido en dos especies citológicamente distintas, pero metabólicamente interdependientes. Aunque estos nuevos genomas bacte-

rianos se han particionado en tipos celulares discretos, sus patrones de pérdida génica y la retención de los mismos son casi perfectamente complementarios. Es decir, se ha producido especiación simpátrica en el endosimbionte. Como resultado, existen dos genomas con la funcionalidad de uno solo (Van Leuven y cols., 2014).

Frente al conocimiento y los alcances de la simbiosis, la *metáfora de la reina roja,* que enfatiza la competencia y la inequidad darwiniana, parece estar manifiestamente equivocada. La vida no es un asunto de competencia, como la que atrajo la atención de los barones ferroviarios de la época imperial anglosajona. Tampoco se trata de organismos que están manoteando desesperadamente al borde del abismo malthusiano (Weiss y cols., 2011). Estos conceptos deben ser integrados en una nueva aproximación teórica que contribuya a una mejor comprensión epistemológica de la evolución (Carrapiço, 2010).

La teoría simbiótica de Margulis *(Figura 15-2)* apoya la hipótesis Gaia, toda vez que destaca la importancia de la vida microbiana en la generación de oxígeno y en el reciclaje de los nutrientes en descomposición. La simbiogénesis corresponde a la integración morfofuncional de organismos diferentes, cuyas nuevas características y atributos sobrepasan a la suma de sus propiedades individuales. Sin embargo, su estudio ha estado marginado del marco conceptual y técnico del neodarwinismo clásico, que la considera una curiosidad residual o un fenómeno excepcional de la problemática evolutiva. El enunciado principal de la simbiogénesis sostiene que las células complejas se originan por endosimbiosis de organismos simples que se fusionan con otros. De este modo, el origen de las células con núcleo es equivalente a la integración evolutiva de comunidades bacterianas simbiontes. En el modelo de simbiogénesis seriada, Margulis sostiene que las bacterias fotosintetizadoras que poseían cloroplastos dieron origen a las células vegetales por fusión de linajes *(Figura 15-2).*

Por otro lado, las bacterias quimiosintetizadoras que poseían mitocondrias, serían las que dieron origen a las células animales y de los hongos. La simbiogénesis seriada trae consigo una nueva visión acerca del equilibrio entre los organismos y el ambiente (coevolución), ya que los organismos crean las condiciones para su propia evolución futura. El ejemplo paradigmático de esta coevolución inicial lo ejemplifica la presencia de oxígeno en la atmósfera. Aunque inicialmente no había oxígeno atmosférico, la *invención* bacteriana de la fotosíntesis generó oxígeno molecular como producto de desecho metabólico. Este es un claro ejemplo de la forma en que los organismos modifican el ambiente y generan nuevas condiciones para que la vida evolucione en direcciones inexploradas.

El estudio de los mecanismos de la simbiogénesis permite construir una aproximación a la vida basada en ideas sólidas que expanden el proceso evolutivo hacia la integración, como complementaria a la divergencia. Por ejemplo, las bacterias Gram negativas del género *Wolbachia* forman simbiosis intracelular permanente con insectos y nemátodos, llegando a modificar el desarrollo del huésped, la transmisión materna de caracteres y la determinación cromosómica del sexo. También produce la muerte selectiva de machos, genera incompatibilidad citoplasmática entre cepas e induce partenogénesis. Estas conversiones señalan que la simbiogénesis hereditaria puede ser

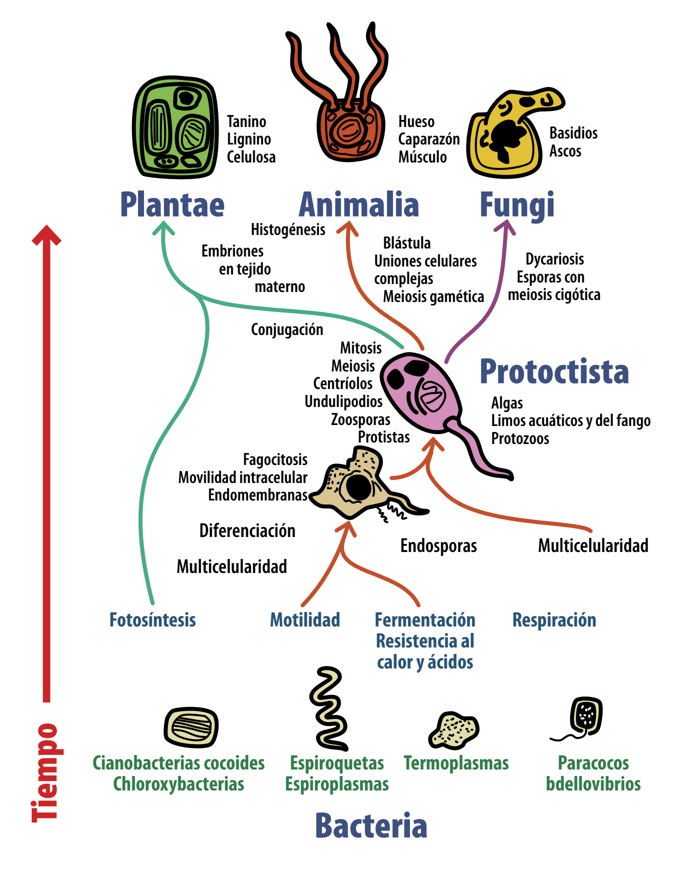


Figura 15-2 Simbiogénesis

Representación esquemática de los antiguos linajes de bacterias y sus descendientes eucariontes. La simbiogénesis aquí detallada, sostiene que la fotosíntesis se originó mediante fusión de linajes que dieron origen a los Protoctistas, cuyo origen es previo al de plantas, animales y hongos. El diagrama muestra la simbiogénesis seriada y las flechas destacan el supuesto origen de los diferentes tipos de células eucariontes *(basada en Margulis, 1998).*

un eficaz mecanismo de especiación (Sapp, 2004), una idea que, expandida a nivel genómico, desarrollaron Margulis y Sagan (2002). Otro ejemplo muy conocido y mencionado en capítulos anteriores, apunta a la naturaleza de los líquenes, que no corresponden a plantas autónomas sino a una asociación entre un hongo y un alga. En estos y otros casos, la evolución ha procedido dinámicamente por integración y fusión de linajes. Esta sinergia evoluciona y responde activamente a las nuevas condiciones ambientales. En este sentido, los eucariontes no son entidades genéticamente únicas, sino que más bien corresponden a múltiples partes interdependientes viviendo simbióticamente (Carrapiço, 2010).

El mapa evolutivo actual es demasiado estrecho para mantener su vigencia epistemológica. Se requiere reconstruir la cultura basándose en una concepción más acertada de lo que es la naturaleza. La visión actual fue adulterada con una perpectiva ajustada a la economía de mercado y, en sus orígenes, por la visión sociológica anglosajona que ha impuesto su temor lúgubre y malsano. Al respecto, Margulis expresó que *al final, el neodarwinismo será visto solo como una secta religiosa menor dentro de la desgarbada persuasión religiosa de la biología anglosajona* (Mann, 1991). Una nueva conducta planetaria es deseable pero utópica, pues requeriría el deterioro del sistema económico actual basado en la deuda y la desarticulación de la visión sociológica centrada en la competencia y el mito del poder. La formación de organismos complejos formados por unidades que interactúan armónicamente está más cerca del origen de la vida y, por lo tanto, tiene mejores posibilidades de descifrar los verdaderos signos de la naturaleza para luego cartografiarlos en una matriz conceptual basada en una nueva biología (Woese, 2004).

Endosimbiosis y el genoma de las algas

Las genómica de las algas está aportando fuertes evidencias sobre la endosimbiosis como fuente de comprensión para la compleja organización celular que observamos hoy día. La teoría endosimbiótica predice que una fracción importante del genoma vegetal se adquirió de un ente simbionte que convirtió al ancestro de las plantas en organismos fotosintéticos. Inicialmente, el endosimbionte de origen cianobacteriano se habría integrado en el huésped y eventualmente se habría transformado en un plastidio que aun tiene su propio ADN como testimonio de su origen endosimbiótico. De acuerdo a lo esperado, dicho ADN contiene entre 1 y 3% de genes de origen cianobacteriano.

Las diatomeas y ciertos alveolados son los grupos dominantes del fitoplancton. La TGL desde los organelos hacia el genoma de las diatomeas ha entregado evidencias incontrovertibles del origen endosimbiótico primario

de sus plastidios (Dagan y Martin, 2009). Las diatomeas adquirieron muchos genes nucleares desde las algas rojas, mediante endosimbiosis secundaria *(Figura 15-3)*. Los plastidios verdes se habrían reemplazado posteriormente mediante un evento endosimbiótico que habría dado origen a los actuales plastidios rojos. La evidencia molecular de la desaparición de los plastidios verdes se basa en que aun existen sus genes en el núcleo de las algas rojas (Moustafa y cols., 2009). Al respecto, la contribución de genes para clorofila constituyen aproximadamente el 16% del núcleo de las diatomeas. El reemplazo de unos plastidios por otros no es infrecuente, pues también se ha reportado en los dinoflagelados. Estos hallazgos indican que los genomas de las algas son quiméricos, con constituyentes de distinto origen (Dagan y Martin, 2009).

El análisis del genoma y transcriptoma del alga basal *Cyanophora paradoxa* ha corroborado el origen único de los plastidios primarios y el origen monofilético de Plantae. Esta especie ha retenido rasgos ancestrales de la biosíntesis de almidón, de la fermentación y de la traslocación de proteínas plasmidiales hacia las plantas y las algas. Pero carece de las proteínas típicas de los eucariontes que realizan fotosíntesis. El análisis filogenómico comparado de *C. paradoxa* señaló que su genoma contiene 27.921 proteínas, de las cuales

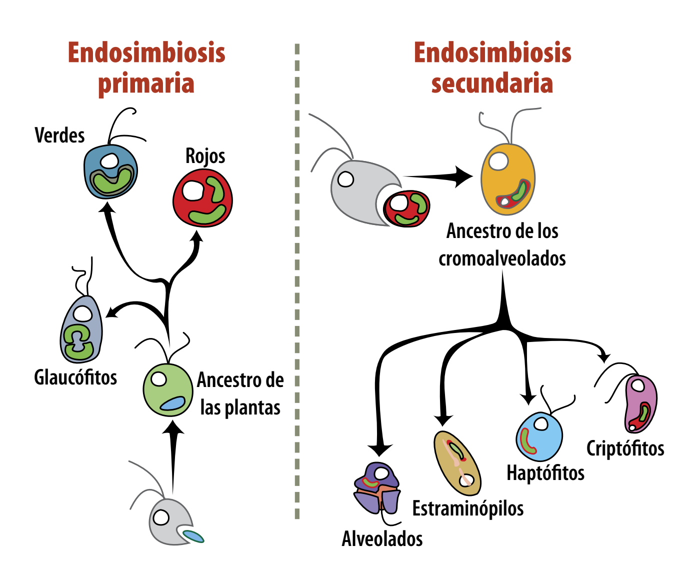


Figura 15-3 Origen de los plastidios en las plantas
El origen de los plastidios en las plantas, por vía de endosimbiosis cianobacteriana primaria; y en los cromoalveolados, por vía de una endosimbiosis secundaria de algas rojas. La mitocondria ha sido omitida en esta representacion. *(Adaptado de Bhattacharya y cols., 2007).*

274 provienen de las cianobacterias y 4.628 son de origen eucarionte (Price y cols., 2012).

¿Origen simbiótico de Cnidaria?

Hace aproximadamente 25 años que se ha propuesto el origen simbiogénico de los cnidocistos del Phylum Cnidaria, como una estrategia evolutiva estable. Los cnidocistos existen en varios protoctistas (mixosporídeos y microsporídeos) como los dinoflagelados depredadores. Los protoctistas pueden hacer división celular incompleta, compartiendo dos o más núcleos o *cápsulas polares,* formando los cnidos a partir de células interconectadas. Los cnidos son secretados por el aparato de Golgi y son exclusivos de los cnidarios.

La simbiogénesis propuesta se habría originado por compartimentalización de simbiontes que se fusionaron para luego intercambiar elementos nucleares. Los rasgos que se originaron en los simbiontes podrían haber originado una suerte de organismo *sintético* que más tarde se integró (Shostak, 1993). La evidencia se sustenta en estudios llevados a cabo en hidras, cuyas células epiteliales e intersticiales funcionaban en forma diferente. Se propuso que las células intersticiales que originan los cnidoblastos descendían de los mixosporídeos por tener esporas infectantes y una estructura parecida a un nematocisto. Estos protoctistas habrían entrado en simbiosis con el organismo ancestral, originado a partir de las células epiteliales. El apoyo para esta hipótesis proviene de las trazas de simbiosis detectada en las relaciones del epitelio con las células intersticiales de los Cnidaria (células I). Se observó que el epitelio y las células I son autónomas y difieren en su dinámica celular, morfología, diferenciación y tipos celulares derivados de ellos. Curiosamente, la reintroducción de las células I restablece la diferenciación y las características organísmicas, ilustrando un típico efecto de complementación. Curiosamente, hay dos grupos fundamentales de cnidocistos en los Cnidaria y las medusas, pero solo un grupo en los antozoos, sugiriendo que podría haberse producido simbiosis con dos linajes distintos de protoctistas.

Los estudios de la ultraestructura y la secuencia del ADNr 18S concluyeron que los mixosporídeos son cnidarios, que como muchos linajes parásitos, han perdido la morfología típica del grupo (Siddall y cols., 1995). Posteriormente, las secuencias del ARNr 18S corroboraron la conclusión de que los mixosporídeos estaban estrechamente relacionados con los bilaterios. Un aspecto que complica el valor taxonómico de los cnidos es que no todos los miembros de una especie tienen el mismo tipo de ellos, incluso dentro de un mismo estadio del ciclo larvario. Además, el tamaño de los cnidocistos varía geográficamente (y también con el tamaño del individuo), lo que ha impedido que se puedan

determinar homologías (Fautin, 2009). Molecularmente, poseen el gen que codifica para un minicolágeno, una proteína específica de los nematocistos de Cnidaria (Holland y cols., 2011). Además, el análisis genómico de 128 genes de *Myxozoa* confirma claramente su relación con los Cnidaria (Nesnidal, 2013).

Desde el punto de vista del desarrollo, los cnidocitos son un ejemplo paradigmático para comprender el origen de esta novedad evolutiva. Pero aunque se reconocen las incongruencias arriba mencionadas, la explicación de su origen gira alrededor de la gran variabilidad de la estructura y de las vías regulatorias heredadas de un ancestro común. La naturaleza *ad hoc* de esta explicación es innegable. La estrecha cercanía con los myxozoos ni siquiera es tema de especulación (Babonis y Martindale, 2014). Baste decir que los mixosporídeos son actualmente endoparásitos obligados de los vertebrados acuáticos y comparten rasgos morfológicos con los bilaterios, protistas y *Cnidaria*.

Holobiontes y hologenomas

En su intento por entender la diversidad biológica, el hombre ha clasificado plantas y animales por sus características individuales, sean anatómicas, embriológicas, fisiológicas, genéticas, etc. Sin embargo, muchos animales marinos forman asociaciones complejas donde además intervienen bacterias y hongos que dotan a sus hospederos de características distintivas y únicas. En las plantas, los endófitos, esa maraña diversa de hongos que pasan la mayoría de su ciclo vital en el tejido, entregan inmunidad parasitaria al huésped y también lo protegen de otros herbívoros. Por lo tanto, se deben estudiar las redes biomoleculares formadas por un organismo multicelular complejo y todos sus microorganismos asociados. Esta asociación se conoce como *holobionte* y sus genomas corresponden colectivamente al *hologenoma.* Esta nueva aproximación biológica formula nuevas preguntas e investiga las nuevas entidades con una visión holística, enfocada principalmente a su evolución, emergencia y complejidad innata (Gilbert y cols., 2012; Borderstein y Theis, 2015).

El concepto de holobionte también se extiende a las macroalgas, que forman un grupo diverso de organismos fotosintéticos. Los microorganismos asociados a las algas tienen que ver con la salud y defensa del organismo. Estas comunidades bacterianas son esenciales para el desarrollo morfológico del alga y la protegen de ser colonizada secundariamente por otra epibiota microscópica o macroscópica (Egan y cols., 2012).

En los corales, el holobionte es un término colectivo que se refiere a la to-

talidad del animal, sus zooxanthellae endosimbióticos y la comunidad de microorganismos asociados, incluyendo bacterias, arqueas, virus, hongos y algas endolíticas. A diferencia de otros animales, los corales también poseen algas simbiontes que residen intracelularmente y le entregan nutrientes cruciales. Como en toda relación simbiótica obligada, su pérdida generalmente conduce a la muerte (Stat y cols., 2012).

Otro ejemplo de holobionte es Rhizaria, un componente importante de las comunidades planctónicas del océano, a nivel mundial. Corresponde a protistas difíciles de definir, con modos de vida unicelulares, aunque algunos son macroscópicos y poseen células gigantescas. Los rizarios comprenden tres grandes linajes donde predominan las formas ameboides con expansiones semejantes a raíces, que les dan su nombre. **1) Cercozoa** (amebas y flagelados con filopodios); **2) Foraminifera** (ameboides con reticulopodios mayoritariamente marinos bentónicos); **3) Radiolaria** (ameboides marinos con axopodios). Los rizarios están emparentados con los Chromalveolata, mayoritariamente fotosintéticos *(Figura 8-1).* Se supone que el ancestro común de ambos era heterótrofo y que luego de fusionarse con un alga roja (Rhodoplantae) se transformó en fotosintético, aunque no todos sus linajes descendientes *(i.e.,* Rhizaria) mantienen esa capacidad. No obstante, han adquirido genes desde las algas rojas que en el pasado habrían sido fotosintéticas. Dicha capacidad fotosintética habría tenido un origen secundario independiente, luego de adquirir endosimbióticamente un alga verde (Chlorophyta). Otros rizarios, del género *Paulinella,* son fotosintéticos, pero no por fusión con un

Caracterización de los holobiontes y sus hologenomas *(Borderstein y Theis, 2015).*

1) Los holobiontes y los hologenomas son unidades de organización biológica.
2) No son sistemas de órganos ni superorganismos ni metagenomas.
3) El hologenoma es un sistema génico integrado.
4) El concepto de hologenoma contiene elementos de evolución lamarckiana.
5) La variación del hologenoma integra todos los mecanismos de mutación.
6) La evolución genómica es más fácilmente entendible si se iguala un gen del genoma nuclear con otro del microbioma.
7) El concepto de hologenoma encaja bien con la genética y la visión jerárquica de la selección.
8) La formación del hologenoma se debe tanto a selección como a evolución neutra.
9) La especiación hologenómica fusiona la genética con la simbiosis.
10) Los holobiontes y sus hologenomas no alteran los principios de la biología evolutiva.

alga, sino con una Cyanobacteria. Estos y otros microorganismos planctónicos son responsables de la mitad de la producción primaria global y participan masivamente en el depósito de carbono, en las profundidades del océano. Otras especies de rizarios mantienen relaciones simbióticas con microalgas adquiridas por TGL, desde el ambiente.

El análisis de las secuencias genómicas de ciertos rizarios ha mostrado que algunos rasgos de este consorcio simbionte-huésped permite identificar genes involucrados en la simbiosis, como las proteínas eucariontes de reconocimiento celular. Por ejemplo, los genes que codifican para lectinas (comprometidas en la adhesión celular, reconocimiento de patógenos y fagocitosis) se identificaron exclusivamente en las especies que llevan simbiontes fotosintéticos. También se identificaron dinoflagelados simbióticos, conocidos por sus interacciones con Cnidaria, esponjas y foraminíferos (Balzano y cols., 2015).

Quimerismo

El quimerismo resulta de fusión genómica entre individuos genéticamente diferentes, usualmente de una misma especie. Corresponde a la cohabitación evolutiva de más de una línea celular o tejidos genéticamente diferentes, que se originan por más de un cigoto dentro de un mismo individuo. Se sabe que ocurre en alrededor de nueve phyla: en los Protista, Plantae (Algae) y Animalia. Dentro de estos últimos, se ha reportado en Porifera, Cnidaria (Hydrozoa y Antozoa), Brachiopoda y Urocordata. También se han reportado en humanos, pero se aprecian más frecuentemente en ambientes marinos cuyos organismos bentónicos coloniales poseen larvas planctónicas.

Aunque desde hace un siglo se conoce la existencia de las quimeras, su importancia está subvalorada, principalmente porque desafía la teorización evolutiva centrada en individuos genéticamente homogéneos. Aunque la formación de quimeras no puede considerarse como un estado primitivo de la filogenia o como la aparición de un sistema imperfecto (Rinkevich, 2002), el fenómeno no suscita mucho interés. Se lo considera una rareza, aunque los estudios moleculares señalan altos niveles de quimerismo (5% a 34%) en poblaciones naturales (Puill-Stephan y cols., 2009). Estos datos indican que dicha estrategia ha sido evolutivamente estable por millones de años.

Las quimeras existen en organismos coloniales y modulares, compuestos de unidades repetidas (como los módulos de los pólipos, los zooides, etc.) que se multiplican por yemación que conduce al crecimiento vegetativo de la colonia. Dentro de los organismos sésiles, como las ascidias y los Cnidaria, las quimeras pueden originarse por la fusión de larvas de una misma colonia o por fusión de colonias que entran en contacto (Sommerfeldt y cols., 2003).

En el tunicado *Botrillus schlosseri*, se produce una mezcla completa de células luego de unos pocos días de formada la quimera. Después de la completa reabsorción morfológica de uno de los participantes en la quimerización, la linfa, el soma e incluso las células germinales, continúan mostrando trazas del evento inicial. La reabsorción de uno de los conjugantes alogenéticos también se ha reportado en casos de parasitismo somático o germinal.

La visión ecológica del quimerismo se ha centrado en el estudio de los patrones de reclutamiento y asentamiento, sus costos, beneficios, la fragmentación y la fusión de estos organismos genéticamente heterogéneos (Pineda-Krch y Lehtila, 2004). Por ejemplo, en el coral *Acropora millepora*, el quimerismo entre dos o más participantes se produce durante el reclutamiento larval. En los experimentos con la ascidia *Botrillus schlosseri* se han estudiado las quimeras vasculares, cuyas células madre pueden circular y, supuestamente, promover la competencia entre linajes celulares. Los ensayos de fusión en la ascidia *Diplosoma listerianum* muestran que el quimerismo es independiente del grado de parentesco. Las tasas de fusión son las mismas entre individuos emparentados y no emparentados de una misma colonia, o provenientes de localidades geográficamente distantes (Bishop y Sommerfeldt, 1999).

La explicación universal para la existencia del quimerismo se atribuye a la falta de un sistema de alorreconocimiento eficiente, por inmadurez inmunológica de los primeros estadios ontogenéticos de ciertos corales (Puill-Stephan y cols., 2012). Es decir, la anomalía sería una falla del organismo, que ha sido incapaz de madurar inmunológicamente, no del modelo clásico que no puede explicarla. La misma explicación se ha dado para la ascidia *D. listerianum,* que presenta múltiples genotipos resultantes de la fusión de diferentes colonias. Luego de la fusión, los individuos a menudo se entremezclan, diseminando cada genotipo a través de un área mucho más extensa (Sommerfeldt y Bishop, 1999). Sin embargo, hasta la fecha no se ha estudiado la generalidad de la afirmación sobre la inmadurez inmunológica, ni el contenido de ADN por núcleo, ni el nivel de ploidía de los individuos fusionados. Los modelos asumen un estado diploide normal donde las colonias fusionadas almacenarían una mayor variabilidad genética (comparadas con las no-quiméricas). Además, el mayor tamaño de los individuos fusionados se cree que aumenta las probabilidades de sobrevivencia mediante sinergia (Rinkevich y Weissman, 1987). Por otro lado, la heterogeneidad genotípica en un mismo organismo se interpreta como resultante de competencia celular o parasitismo entre el somatoplasma y el germoplasma (Rinkevich, 2002). Otros, en cambio, sostienen que la gran variabilidad genética encontrada en los urocordados apunta a su rol adaptativo, porque se unen las adecuaciones genómicas de los

intervinientes (Ben-Shlomo y cols., 2008). Es decir, presumiendo una sumatoria el problema queda resuelto.

Otra hipótesis que aun sigue vigente, aunque con más discusión teórica que experimental, sugiere que el quimerismo involucra una serie de interacciones competitivas, caracterizadas por un parasitismo somático y germinal entre los fusionantes (Rinkevich y Weissman, 1987). Al respecto, los autores han reportado que los metabolitos fotosintéticos del coral *Stylophora pistillata* se traspasan desde la parte inferior a la parte superior de la colonia, donde son utilizados. Después de un largo periodo de fusión, generalmente muere el componente subordinado de la quimera. De manera similar, la fusión somática de las colonias de la ascidia *Botrillus schlosseri* finaliza con la reabsorción completa de una de las quimeras. Y cuando muere una de las colonias fusionadas, generalmente se produce la muerte de la otra (Rinkevich y Weissman, 1987). Dados estos antecedentes, es probable que el origen del fenómeno tenga sus raíces en una suerte de simbiosis no detectada, más que en una competencia mal fundamentada. Y digo mal fundamentada porque el rol del parasitismo somático y germinal carece de análisis y se prefirió porque no había suficientes datos de quimeras naturales, como se esperaría si se tratase de una estrategia ventajosa. Pero el fenómeno muestra trazas de simbiogénesis, toda vez que la desaparición de una colonia fusionada produce la eliminación de la otra.

Frente al rechazo a la fusión de linajes considerándolo una estrategia abortiva más que creativa, uno podría preguntarse ¿qué pasa con las barreras de alorreconocimiento en la singamia de los organismos con reproducción sexual? Aun más, luego de la fusión de los pronúcleos masculino y femenino hay recombinación inter cromosómica y segregación normal. Los indicios de recombinación, luego de la división, se han observado en grupos tan ancestrales como las arqueas. Pero esa forma primigenia de recombinación no se considera como la subyugación de un fusionante por parte del otro, sino como un intento de conexión con intercambio de información y transferencia genética (Naor y Gophna, 2013).

El quimerismo a nivel genómico se ha reportado en muestreos del pangenoma de procariontes. Mediante transferencia génica endosimbiótica se genera un quimerismo heredable que, mediante recombinación, conduce a la herencia vertical de los eucariontes (Ku y cols., 2015). Aun más, se han encontrado múltiples niveles de quimerismo en los virus que poseen ADN de hebra simple. La derivación quimérica proviene de distintas fuentes evolutivas y no afecta solamente a los genes de la cápside proteica y a las proteínas de la replicación. Los orígenes de la funcionalidad replicativa también son quiméricos, pues sus dominios proteicos se han heredado de distintas familias víricas

(Krupovic y cols., 2015).

Frente a la pregunta de por qué se originaron las quimeras, las respuestas son más paradójicas que claras (Rinkevich, 2002, 2004). Se argumenta sobre el parasitismo celular versus la cooperación, las presiones de selección, las condiciones que favorecen el alorreconocimiento por sobre el autorreconocimiento, sus costos y beneficios, etc. Pero independiente del grupo que se trate, las explicaciones giran alrededor de las supuestas ventajas adaptativas que genera el quimerismo *(i.e.,* selección de grupos), como si el escenario evolutivo actual fuese el que moldeó la aparición del rasgo. Es decir, la consecuencia se transforma en la causa como en la lógica *post hoc*.

Resulta contraintuitivo pensar que en organismos coloniales la fusión celular sea una suerte de parasitismo. Cabe recordar que la fusión celular junto a la meiosis son características fundamentales de la ancestría de los eucariontes (Ku y cols., 2015). El origen de la multicelularidad se sustenta en la unión cooperativa y señalización intercelular para realizar una función coordinada. La sola observación de la multicelularidad, el origen endosimbiótico de las mitocondrias y cloroplastos, la TGL, etc. no sustentan las hipótesis ecológicas de competencia irrestricta (Koonin, 2010). El quimerismo más bien parece ser un proceso colaborativo, escasamente comprendido, que se mantiene en un equilibrio dinámico y estable debido a la permeabilidad genética propia de los organismos o células fusionantes. Así se explica el quimerismo genético que han heredado los eucariontes mediante endosimbiosis, como se deduce de los miles de genes de cianobacterias en el núcleo de *Arabidopsis* (Martin y cols., 2002).

En síntesis, los antecedentes y observaciones señalan que la permeabilidad genética, manifestada como quimerismo, es consustancial a la naturaleza del estilo de vida colonial. Inevitablemente, antes del umbral darwiniano ya existía la comunicación, contacto y otras interacciones a nivel de *progenotes*. Los códigos de comunicación biológica (sean fructíferos o no), pueden existir en un equilibrio dinámico por millones de años. Es tiempo de estudiar el fenómeno con más profundidad y cambiar el enfoque, dada la naturaleza colonial de los organismos que manifiestan quimerismo. Parecería más adecuado estudiar los procesos que evitan el rechazo en presencia de barreras. Un proceso análogo realizan los bacteriófagos lisogénicos que inyectan y recombinan su genoma con el de la bacteria hospedante, secuestran el sistema de reconocimiento alogénico y aseguran su autoperpetuación. ¿Cómo es posible que, durante miles de millones de años, las bacterias no hayan logrado desarrollar una estrategia de eliminación de los virus y, por el contrario, mantengan una relación de amor-odio con ellos? ¿O será otra la explicación que no genere una paradoja?

El quimerismo es más que una curiosidad intrascendente de organismos gregarios y peculiares, pues los datos desafían al paradigma de la competencia. Para Grassé (1977), *las observaciones que desafían nuestras creencias llevan a la formulación de hipótesis que terminan dando flacas respuestas a las preguntas biológicas iniciales.* Se aprecia un rechazo cultural, ideológico, a lo que escapa al paradigma instituido. La primera reacción frente a las explicaciones alternativas *(e.g.,* saltatorias, discontinuas o macroevolutivas) es atacarlas, reducirlas a desvarío intelectual y descartarlas por peregrinas. Tal negación es un error histórico que la biología evolutiva debería rectificar en algún momento (Theissen, 2009).

El quimerismo requiere realizar análisis genómicos completos y estudios mediante contrastación de hipótesis (cooperación versus competencia) para aclarar su naturaleza evolutiva. Si es lo primero, sería recomendable entender el traspaso de información que se deriva de la fusión. Las colonias son sistemas naturales integrados por una eficiente interconexión y su estudio debe considerar esas premisas iniciales. No se trata de un agregado de cosas que se tocan. Son organismos que comparten vías de señalización y de desarrollo comunitario que forman un sistema organizado y funcionalmente autoperpetuante; tal como es la vida. La vida social interactiva tiende a la integración y contrasta diametralmente con el individualismo competitivo. La respuesta no radica en la selección, sino en la interacción. El advenimiento de la multicelularidad permitió el origen de organismos complejos, con sistemas de órganos integrados y conductas sofisticadas, tal como las observamos hoy día. La multicelularidad transformó la individualidad celular mediante un salto épico, cuyas consecuencias desplegaron nada más ni nada menos que la magnífica historia biológica del planeta.

Singamia, fusión genómica y el origen de la diversidad biótica

La transferencia de información genética entre organismos es un proceso adaptativo fundamental, pues ocurre en los tres dominios de la vida, desde bacterias a mamíferos. La complejidad orgánica aumenta por la transferencia de información genética, que al aumentar y reorganizar el genoma, aumenta rápida y eficazmente la variación genética y por ende, la fenotípica. Aunque la fusión total o parcial de apareantes (a fin de intercambiar ADN, genes, cromosomas o genomas) es un fenómeno conocido y aceptado, su reconocimiento como atributo biológico consustancial a la vida no es tan evidente (Naor y Gophna, 2013).

Darwin reconoció y dio importancia a la hibridización; pero el neodarwi-

nismo la desestimó, aparentemente para evitar el ruido que percolaría hacia la genética poblacional como también hacia la especiación, ambas promovidas por selección natural. Al transferirse información genética se reclutan los genes redundantes hacia nuevos roles y se produce recableado de las vías metabólicas y del desarrollo, incidiendo finalmente en la aparición de novedades evolutivas. Ahora bien, si la información genética se transfiere por hibridización (entre especies o linajes teóricamente aislados reproductivamente), se amplifica la variación y sus usos potenciales. Entonces se origina variación en el nivel de ploidía, en los mecanismos epigenéticos y en variación en los ciclos de vida (Oliverio y Katz, 2014). Así, en la era genómica, la hibridogénesis y la simbiogénesis han dejado de ser una excepción y emergen como un mecanismo eficiente y diseminado que crea nuevas especies (Margulis y Sagan, 2002).

Los procesos de parasexualidad en bacterias permiten intercambiar información genética por incorporación y recombinación. Mediante conjugación se pueden formar células protótrofas de *Bacillus subtilis*, en presencia de ADNasa. El proceso resulta de la fusión celular entre dos cepas parentales poliauxotróficas que se complementan nutricionalmente (Schaeffer y cols., 1976). En el caso de la transducción, el factor de fertilidad *(F)* define la polaridad sexual mientras un bacteriófago oficia el rol de vector.

El descubrimiento de poliploidización en bacterias ha revertido la presunción de que contienen una sola copia de un cromosoma circular y por lo tanto son monoploides. En arqueas la conjugación bidireccional produce exconjugantes que contienen dos plásmidos episómicos y dos cromosomas diferentes. Otros ejemplos señalan 15, 18 ó 25 copias cromosómicas en la fase exponencial de crecimiento (Breuert y cols., 2006).

En el protozoo *Paramecium*, la conjugación implica que dos individuos sexualmente compatibles se adhieren a nivel de la región bucal. Luego se produce reorganización e intercambio de material nuclear y fusión de protoplasma en la zona de contacto (Chen, 1940). Los *Paramecium* poseen dos tipos de núcleos. El macronúcleo no tiene injerencia en la reproducción, mientras que los micronúcleos sí la tienen y originan a los macronúcleos (Schaeffer y cols., 1976). El macronúcleo es esencial para el desarrollo normal de las funciones metabólicas, es poliploide y sus cromosomas experimentan duplicación repetida luego de su origen a partir del micronúcleo. Sólamente los micronúcleos intervienen en la conjugación; los macronúcleos se desintegran y desaparecen. Después de dos divisiones meióticas, los micronúcleos degeneran, menos uno, que se divide dando lugar a dos micronúcleos genéticamente idénticos. Uno es estacionario y puede considerarse como *hembra,* mientras el núcleo masculino emigra al conjugante opuesto. Después, ambos núcleos se fusionan para formar un cigoto o sincarion. Terminada la conjugación, los excon-

jugantes experimentan un número variable de divisiones y se reestablece el estado nuclear según la especie de que se trate. En algunas formas adultas con macronúcleo y micronúcleo únicos, el sincarion se divide y uno de los núcleos hijos forma un micronúcleo y el otro, un macronúcleo. De esta forma se restablece el estado nuclear normal sin divisiones citosomáticas (Barnes, 1969). En *Paramecium caudatum,* el sincarion se divide tres veces produciendo ocho núcleos, de los cuales cuatro se convierten en macronúcleos y cuatro en micronúcleos. Tres de estos últimos se reabsorben apoptósicamante. El animal experimenta dos divisiones citosomáticas y cada una de las cuatro células hijas recibe un macronúcleo. El único micronúcleo experimenta mitosis en cada división citosomática. Como se aprecia, la conjugación es muy variable, pero el resultado final es una suerte de recombinación de las características hereditarias, tal como ocurre en la reproducción sexual de los animales superiores (Yang y Shi, 2007).

A fin de mantener la cantidad adecuada de ADN, las células en división deben replicarse una vez por cada ciclo mitótico. Existen sistemas muy estrictos de control que aseguran la finalización del fenómeno adecuadamente. Otros organismos multicelulares se alejan del ciclo mitótico y entran en un ciclo celular distinto (endociclo). Las células que entran en un endociclo alternan las fases S y G sin que ocurra división celular, de modo que se originan múltiples copias del genoma *(Figura 15-4).*

La endorreplicación propiamente tal ocurre en la mayoría de los poliploides y da como resultado un aumento en el contenido de ADN celular. Pero la manera en que se configura el material genético depende de si se permite o no la ocurrencia de mitosis. En el endociclamiento se evita la mayor parte de la mitosis y las cromátidas duplicadas permanecen asociadas físicamente. Mediante rondas repetidas de endociclamiento se generan los cromosomas politénicos. Por su lado, la endomitosis es una endorreplicación donde la mitosis carece de la telofase y la citocinesis. Los cromosomas duplicados por endomitosis se mantienen como unidades discretas en un solo núcleo poliploide, o pueden mantenerse en núcleos separados, dependiendo de la fase en la cual se aborta la mitosis.

La endorreduplicación o politenización es la replicación del genoma nuclear sin división celular. Este fenómeno, que caracteriza a los artrópodos, mamíferos y plantas, eleva el contenido génico nuclear por duplicación de los cromosomas, o poliploidía. La endorreduplicación es simplemente una variante del ciclo celular mitótico (G1-S-G2-M) que elimina la mitosis antes de la citocinesis y que es responsable de la diferenciación y la morfogénesis de ciertos tipos celulares, para llevar a cabo funciones biológicas específicas.

El origen de la sexualidad es una transición evolutiva de la mayor impor-

tancia en la mantención y traspaso fidedigno de códigos hereditarios y por su rol como crisol de variación. El fenómeno de singamia reaparece en el árbol de la vida, pero en este segundo estreno su naturaleza es interna, no externa como en los albores. El proceso de fusión por singamia, en la reproducción de los metazoos, es de una sofisticación y complejidad que asombra: dos pronúcleos celulares se unen para formar organismos multicelulares, diploides o en distintas combinaciones de poliploides. El fenómeno combina fusiones/divisiones ecuacionales o reduccionales y aparece en las arqueas, el dominio más cercano al nuestro, en la base del árbol de la vida. Las unidades comprometidas en singamia son células. Ellas dirigen los procesos internos que perpetúan al sistema en el ambiente en que se desenvuelve su existencia. El organismo mantiene la condición de semipermeabilidad que lo mantiene

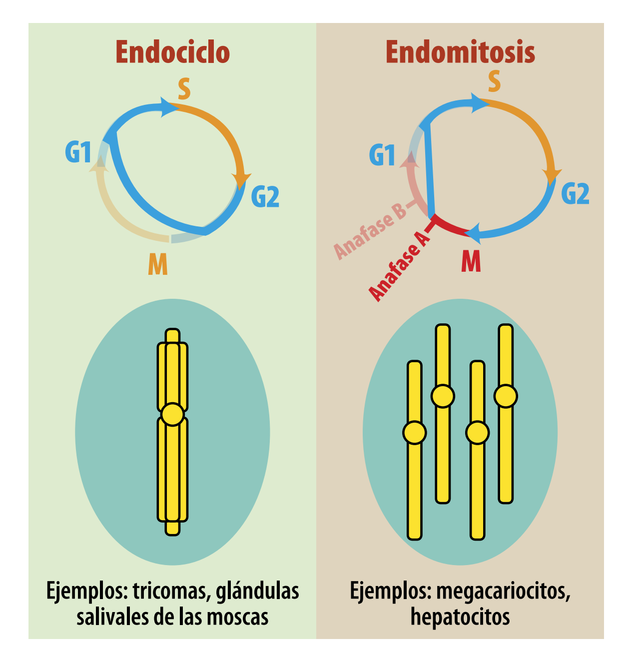


Figura 15-4 Endociclos y endomitosis

Los endociclos son una forma de endorreplicación en la que la célula evita totalmente la mitosis. A menudo los endociclos se deducen por la producción de cromosomas politénicos que mantienen unidas a las cromátidas hermanas. **La endomitosis,** en cambio, es una forma de endorreplicación en la que la célula realiza algunas fases de la mitosis, pero no logra completar el proceso. Si se aborta la mitosis entre la anafase A y la anafase B, las cromátidas hermanas se separan pero se encapsulan en el mismo núcleo. Si la mitosis avanza un poco más, se forman núcleos múltiples en la célula endorreplicante. Los núcleos que han experimentado dos rondas de endorreplicación se ilustran en azul y los cromosomas homólogos en amarillo.

sintonizado con el medio ambiente. La vida no es un sistema cerrado, sino abierto.

La poliploidización como fuente de innovación genética tiene restricción en los mamíferos debido a la barrera de Weismann, pero en los invertebrados y en vegetales no existe, de modo que es más una regla que una excepción. Como la fertilización es externa en los organismos marinos, los gametos son liberados al unísono en pulsos reproductivos. Bajo estas condiciones, no debe sorprendernos que hubiese ocurrido fertilización entre distintos linajes en los millones de años que nos separan de esos eventos hipotéticos. El experimento de hibridización entre ascidias y erizos de mar es un caso paradigmático (Williamson y Boerboom, 2012) que además señala: **a)** que la simetría y la forma se alteran drásticamente; y, **b)** que los efectos sobre la morfología resultante difieren en los cruzamientos recíprocos. Si a ello agregamos las potenciales retrocruzas y el hecho de que los cruzamientos recíprocos generan diferentes resultados, podría haberse sinergizado el efecto quimerizante de la hibridización. Como el fenómeno de fusión de linajes por alopoliploidización es evolutivamente muy rápido, es casi imposible que se encuentren formas fósiles intermedias. La aparición de las novedades evolutivas sería instantánea y el fantasma teleológico desaparecería junto con la eterna disputa forma/función. Su patrón de despliegue paleontológico sería totalmente consistente con los equilibrios intermitentes de Gould, pero no por las causas que él menciona, sino por las que se explicitan aquí resumidamente. La trama filogenética de la vida sería esencialmente un proceso genético en donde el cambio morfológico sería la consecuencia inescapable de un recableado interactivo entre genomas diferentes.

El caso de la estrella de mar es muy iluminador al respecto. Como un típico equinodermo, tiene simetría pentarradiada. Los registros fotográficos muestran que luego de la fertilización, el animal se desarrolla como una larva de simetría bilateral, dentro de la cual crecen las estrellas juveniles pentarradiadas (Williamson y Vickers, 2007). Ante esta paradoja ontogenética, cabe preguntarse ¿qué proceso biológico podría explicar un hecho semejante? El esquema clásico no puede esgrimir una respuesta a no ser que recurra a hipótesis *ad hoc*. Para los autores, en cambio, el fenómeno parece derivarse de la interacción de dos formas contrastantes de desarrollo ontogenético, derivadas de la fusión de dos programas genómicos diferentes dentro del mismo individuo. Hasta el momento el fenómeno descrito no ha suscitado ningún interés científico.

Esta apretada síntesis muestra que la fusión de organismos uni o multicelulares es un fenómeno consustancial a la trama de la vida, donde la reproducción sería un derivado de la perpetuación de las novedades y no su agente

percutor. La hibridización, permeable y permisiva, luego de complejos ajustes, originaría entidades tan bizarras como las de Burgess Shale o tan complejas que puedan ver, maravillarse y razonar sobre el proceso mismo que les dio origen. Puede que una mirada socioeconómica, funcional y pesimista, no vea sino contendores y lucha por recursos limitados. Pero una mirada netamente biológica, informada y desprejuiciada, que vele por la ética de la naturaleza en su formulación, debe enfocarse en el origen de la disparidad y biodiversidad pues allí radica, en mi opinión, el corazón del proceso evolutivo.

Gaia: la metáfora del Planeta Viviente

La hipótesis Gaia (nombre derivado de la diosa griega que simboliza a la tierra) fue desarrollada por James Lovelock en la década de 1960, y ha sido difundida en Estados Unidos por Lynn Margulis.* Es considerada una de las más grandes revoluciones científicas y culturales de nuestro tiempo. El ímpetu Gaia se origina a partir de su trabajo con los microbios porque los sistemas vivientes conservan sus bordes y regulan su composición bioquímica en la más grande de todas estas asociaciones: el planeta Tierra (Gillon, 2000). Como evidencia, existe una serie de procesos biológicos y químicos que constituyen unidades autoperpetuantes que se regulan a sí mismas. La Hipótesis Gaia reconoce que la tierra es un sistema que se autorregula, donde los componentes bióticos interactúan para preservar el ambiente que asegure su propia persistencia. Este sistema planetario incluye tanto las formas vivientes como el mundo físico. El ambiente planetario se controla por la biota, que corresponde a la suma de los organismos vivientes, especialmente las bacterias. Esta totalidad constituye un sistema de retroalimentación que busca un ambiente óptimo (físico o químico) para la vida en el planeta. La hipótesis Gaia no implica que la Tierra es un organismo viviente único. Es una metáfora respecto de un cuerpo material donde ocurren procesos biológicos complejos. A nivel planetario, la vida se ha perpetuado por más de 3.600 Ma, usando los fluidos de los océanos, lagos y ríos, para mantener la vida.

Los argumentos utilizados por Lovelock para postular la hipótesis Gaia son:

---

* www.ecolo.org/lovelock

1) La temperatura de la superficie terrestre ha permanecido constante durante millones de años, a pesar del incremento en la energía solar. La tierra es una entidad homeostática tal como nuestros cuerpos, que mantienen estable la temperatura. La temperatura se regula por retroalimentación negativa y su regulación es de primordial importancia para comprender por qué hay vida.

2) La composición atmosférica ha permanecido constante, aunque debería ser inestable. La atmósfera terrestre es contradictoria porque contiene demasiado oxígeno en presencia de metano. Estos gases reaccionan violentamente cuando se les mezcla. Como no podrían coexistir naturalmente a tan altas concentraciones, el alto nivel se mantiene activamente. El metano, por ejemplo, se libera por la boca y el ano de los animales herbívoros y reacciona rápidamente con el oxígeno, para producir dióxido de carbono. Las altas concentraciones de metano atmosférico son producidas por la vida, tal como otros gases se regulan de forma similar.

Respecto a la proposición de que los procesos biológicos contribuyen a la regulación de la química atmosférica a escala planetaria, que la composición de la atmósfera está regulada por los procesos biológicos y que el sistema es menos sensible a las perturbaciones, se contraargumenta que la información existente refuta tales aseveraciones (Kirschner, 2003). Asimismo, las nociones de que la estabilidad ambiental se debe a los organismos y que al alterarlo lo hacen de forma tal que se benefician, se consideran mutuamente incompatibles y se requerirían más comparaciones entre la teoría y los datos. En respuesta a las objeciones anteriores, se plantea que el funcionamiento de un sistema tan complejo como Gaia debe ser consistente con la selección que opera en ellos, pero que eso no significa que la regulación planetaria sea el producto de la selección natural (Lenton y Wilkinson, 2003). Para aquellos menos radicales, el ambiente no es estático sino fuertemente influenciado por los organismos, de modo que los procesos dinámicos o evolucionantes pueden eventualmente conducir a la convergencia de un equilibrio y condiciones óptimas.

3) Otro argumento basado en la química terrestre tiene que ver con la salinidad del mar. La erosión libera sales hacia el océano a una tasa tal que ya debería ser demasiado salado para sustentar la vida. Sin embargo, la evidencia geológica señala que la salinidad oceánica se ha mantenido en menos de un 10% de saturación por cientos de millones de años. Por lo tanto se sugiere que el exceso de sal es removido a través de los salares, que albergan densas colonias de bacterias que pueden sobrevivir en aguas muy salinas. Aquí convertirían las sales y otros minerales formando una lámina de habitabilidad. Por lo tanto, la regulación de la salinidad tiene componentes biológicos importantes. En síntesis, la salinidad constante del océano sería explicable admitiendo

que la dinámica de la vida es responsable de su equilibrio.

De estos postulados se desprende que no se puede comprender el estado de la atmósfera si se excluye el control biológico, ya que son los productos secundarios de la actividad orgánica los que mantienen la estabilidad dinámica del planeta. Estas ideas han sido rebatidas y criticadas debido a que tienen implicancias teológicas, pues un agente consciente sería el arquitecto de la vida. De hecho, una entidad planetaria no podría actuar concertadamente si carece de un sistema de control. Por ejemplo, ¿cómo podría compensarse el incremento en la luminosidad del sol, ocurrida en los últimos millones de años? Además, como la interacción biótica-abiótica es estabilizante debido a que existen muchos bucles de retroalimentación negativa (como la estabilidad de los niveles de oxígeno y CO_2 atmosférico), se sugiere que la causa de la regulación yace en la biota. Por lo tanto, habría un propósito consciente en dicha actividad. Ligado a lo anterior, surge el problema del diseño o propósito (= teleología). Como contraargumento se afirma que este estado dinámico no requiere control consciente, ya que la autorregulación es la consecuencia inevitable de la interacción entre los sistemas orgánicos e inorgánicos del planeta.

El dióxido de carbono es otro componente químico que se ha mantenido constante en los últimos 4.000 Ma. Sin embargo, durante ese tiempo la luminosidad del sol ha aumentado aproximadamente un 25%. Generalmente, se supone que este descenso en la capacidad atmosférica para absorber la radiación solar tiene que ver con el declinamiento global en los niveles de dióxido de carbono. Para quienes apoyan Gaia, este descenso se exacerbó por la tendencia compensatoria de la biosfera para fijar el dióxido de carbono en la forma de conchas de carbonato de calcio, creando pizarra. Los escépticos, en cambio, argumentan que el descenso podría deberse a una simple lluvia que disuelve el dióxido de carbono formando ácido carbónico, que a su vez disuelve las rocas calcáreas. El ácido neutralizado drenaría hacia el mar en un proceso climático.

Otro ejemplo lo entrega el sulfuro de dimetilo como mecanismo adicional de retroalimentación ligado a la temperatura. Aparentemente, el sulfuro de metilo es producido y regulado por el fitoplancton y finalmente es liberado hacia la atmósfera. Los partidarios de Gaia sugieren que el sulfato se convierte en partículas de ácido sulfúrico, que sirven como núcleos de condensación para producir nubes más densas que difuminan la luz y enfrían los océanos.

Gaia argumenta, además, que el descenso en el dióxido de carbono incidió en el enfriamiento global, hace miles de años. Este efecto, a su vez, podría haber dirigido la tectónica de placas. El razonamiento detrás de esta idea es que el descenso brusco de la temperatura habría enfriado el manto superior, desestabilizando las capas inferiores y causando el desplazamiento de

los continentes (Mann, 1991).

La atrevida hipótesis de que la tierra es un superorganismo gigante –donde las entidades vivientes y no vivientes interactúan y evolucionan juntas para mantener la vida del planeta–, ha estado sujeta a intenso debate por la comunidad científica. Muchas objeciones basadas en prejuicios, apuntan a que el nombre Gaia tiene connotaciones metafóricas, religiosas y halos místicos. No obstante, la idea de la tierra como un superorganismo ha atraído la atención y cautivado a la audiencia por fuera del mundo profesional. La mayoría del público no solamente encuentra convincente la hipótesis, sino que la consideran espiritual e intelectualmente vigorizante, por decir lo menos. Al respecto, la hipótesis Gaia ha formulado objeciones científicas y éticas en favor de un claro biocentrismo que reemplace al materialismo darwiniano. Esta objeción está en el corazón del pensamiento de Lovelock cuando mantiene de que los humanos están aumentando la polución como una enfermedad que amenaza la estabilidad del planeta (Lenton, 2014).

Sus detractores sostienen que solo se trata de conjeturas, dado que la selección opera a nivel individual. Consecuentemente, la evolución del bien común sería imposible en un contexto darwiniano. Además, se argumenta que las extinciones catastróficas y las glaciaciones son eventos extremos que no se esperaría encontrar en un sistema autorregulante (Gillon, 2000). Respecto a que los procesos biológicos contribuyen a la regulación de la química atmosférica a escala planetaria, que la composición de la atmósfera está regulada por los procesos biológicos y que el sistema es menos sensible a las perturbaciones, se argumenta que la información existente refuta tales aseveraciones (Kirschner, 2003). Se agrega además que las nociones de estabilidad ambiental debida a organismos que finalmente se benefician, se consideran mutuamente incompatibles y que requieren más comparaciones entre la teoría y los datos. En oposición a estas ideas, se plantea que el funcionamiento de un sistema tan complejo como Gaia debe ser consistente con la selección que opera en ellos, pero que eso no significa que la regulación planetaria sea producto de la selección natural (Lenton y Wilkinson, 2003). Para aquellos menos radicales, el ambiente no es estático sino fuertemente influenciado por los organismos, de modo que los procesos dinámicos o evolucionantes pueden eventualmente conducir a la convergencia de un equilibrio y condiciones óptimas.

Gaia no es un organismo directamente seleccionado por sus propiedades. Es un ente cuyas propiedades emergentes implican interacciones entre los organismos, el planeta y la fuente de energía solar. La hipótesis Gaia considera que todas las especies son igualmente importantes. Los humanos no son un aspecto central de la vida: son organismos recientes que se desarrollan en un contexto mucho más antiguo. Este sistema interactuante se inició con las

bacterias, cuyos desechos se convirtieron en nuestro aire. Así, durante la evolución los organismos crecen explotando fuentes de energía, de alimentación o los desechos de otros. Pero llega un momento en que ya no se pueden comer o respirar los propios desechos y las poblaciones detienen su expansión. Esto es precisamente lo que Darwin puntualizó al hablar de selección natural. Gaia sostiene que el planeta viviente optimiza las condiciones de vida para todos sus organismos, de tal modo que la biodiversidad es un requerimiento absoluto para la persistencia del planeta.

Los darwinistas que se oponen a la hipótesis Gaia sostienen que no es sino una conjetura, dado que la selección opera a nivel individual. Consecuentemente, es imposible la evolución del bien común en un contexto darwiniano de competencia irrestricta. Además, se argumenta que las extinciones catastróficas y las glaciaciones son eventos extremos que no se esperaría encontrar en un sistema autorregulante (Gillon, 2000).

El mundo de las margaritas y consideraciones epistemológicas

Un análisis de sensibilidad del modelo de las margaritas sugiere que las condiciones óptimas son inevitables en los ecosistemas estables, siempre que no haya injurias externas al sistema. Como resultado se puede obtener una iniciativa de cooperación que sería el efecto de la selección darwiniana actuando sobre organismos egoístas (Staley, 2002).

También se ha explorado el mundo de las margaritas en forma matemática y se ha concluido que la hipótesis Gaia y la evolución darwiniana pueden coexistir. Básicamente, las margaritas no pierden su capacidad de regular la temperatura. La coevolución de ambos tipos de flores contribuiría a la regulación de la temperatura global, mientras que su adaptación extendería la duración de su capacidad regulatoria. Después de la extinción de las margaritas negras, el futuro del mundo de las margaritas dependería de la tasa de adaptación y de las constricciones sobre la misma. Bajo un marco de adaptaciones débiles las margaritas blancas terminarían extinguiéndose tempranamente, mientras que la fuerte presión les permitiría sobrevivir mucho más tiempo que las no-adaptadas. Estos aspectos encajarían bien con el neodarwinismo clásico y con Gaia (Sugimoto, 2002).

El modelo ha sido criticado por ser abstracto y describir entidades de ficción para tratar de responder preguntas totalmente teóricas. Esta crítica asume que la ciencia debería involucrarse solamente en modelos que sean reales y específicos (en oposición a los teóricos). Pero amén de que la ciencia (y sobre todo la ciencia evolutiva) está llena de modelos que no son empíri-

cos, los modelos teóricos sirven para atribuir poder causal o explicatorio a las variables de interés. Por lo tanto, como los modelos teóricos y empíricos apuntan a diferentes objetivos epistémicos, no parece adecuado considerar la elección entre ellos como una estrategia válida (Dutreuil, 2014).

Actualmente, esta hipótesis es ampliamente reconocida como una visión inicial de la ecología global moderna, que reconoce la interdependencia entre la biota, los océanos, la atmósfera y la geósfera. El aspecto central de estas aserciones es una cierta forma de autorregulación u homeostasis del sistema global, y su comprensión holística correspondería a las consecuencias de los imperativos termodinámicos (Karnani y Annila, 2009). Entonces, se sugiere realizar experimentos complementarios y simulaciones que permitan capturar la mejor estrategia para poner a prueba a Gaia. La piedra de tope sería la obtención de pruebas irrefutables para que los resultados puedan ser válidos para toda la biosfera y, por lo tanto, entregar una fresca visión para la ecología, la evolució, y el sistema terráqueo (Free y Barton, 2007).

En la hipótesis Gaia, la tierra viviente como concepto trasciende al organismo (o incluso las poblaciones). Ningún organismo come sus propios desechos para perpetuarse. En Gaia, los desechos de un organismo son el alimento de otros. En su totalidad, la vida planetaria muestra un comportamiento fisiológico que puede reconocerse como una regulación ambiental. Gaia no es un organismo directamente seleccionado por sus propiedades. Es un ente cuyas propiedades emergentes implican interacciones entre los organismos, el planeta y la fuente de energía solar. La hipótesis Gaia considera que todas las especies son igualmente importantes. Los humanos no son un aspecto central de la vida: son organismos recientes que se desarrollan en un contexto mucho más antiguo. Este sistema interactuante se inició con las bacterias, cuyos desechos se convirtieron en nuestro aire. Así, durante la evolución, los organismos crecen explotando fuentes de energía, de alimentación o los desechos de otros. Pero llega un momento en que ya no se pueden comer o respirar los propios desechos y las poblaciones detienen su expansión. Esto es precisamente lo que Darwin puntualizó al hablar de selección natural. Gaia sostiene que el planeta viviente optimiza las condiciones de vida para todos sus organismos, de tal modo que la biodiversidad es un requerimiento absoluto para la persistencia del planeta.

La teoría simbiótica de Margulis *(p 606)* es consistente con Gaia, toda vez que el estudio de los mecanismos de la simbiogénesis permite construir una aproximación a la vida basada en ideas sólidas que expanden la evolución hacia la integración, como complementaria a la divergencia.

La concepción del planeta como un todo ya resonaba en la obra de Alexander von Humboldt (1769-1859), para quien la naturaleza era el reino de la liber-

tad, un ámbito que otorgaba satisfacción al considerar la relación entre los fenómenos físico-biológicos y el ejercicio intelectual. Con una mirada totalizadora, expuso su pensamiento en la obra **Kosmos. Ensayo de una Visión Física del Mundo** (2001). Etimológicamente, Kosmos es el orden del mundo, donde se urden fenómenos y observaciones hasta entonces dispersos. Le preocupaba a Humboldt el uso que hacía el hombre de la naturaleza. Con elocuencia describe el rol del conocimiento en la comprensión del mundo natural y sus repercusiones filosóficas, cuyas preguntas nos obligan a mirarnos a la cara.

La digresión recién expuesta no intenta exhumar un romanticismo ingenuo, que cual embajador del colorido ecologismo, objeta hasta cortar una flor. Más bien intento rescatar las raíces del pensamiento holístico que, como empirismo razonado, nos remonta hacia una nueva epistemología (Smuts, 1926). Esta debería incluir tanto al espíritu humano como a la naturaleza, extraviados en una visión mecanicista obsoleta, aunque la conciencia surge desde la biología del cerebro. Nuestra ciencia occidental ha construido un modelo donde la conciencia humana no es relevante. Los pantanos así generados se rellenan con el rótulo de epifenómenos… y las objeciones desaparecen.

En nuestra sociedad de libre mercado la ética es decorativa. Entre otros vicios, se acomoda según el mito cosmogénico de la riqueza. Sus hermanastros son el individualismo y el corporativismo. En estos vaivenes socioeconómicos, siempre gana la banca, puesto que un sistema económico basado en la deuda es una estafa Ponzi a escala mundial. La especulación es su norte. No puede ser de otra manera. Por eso se repiten las recesiones económicas. Los opositores se tildan de conspirativos, *figuras negras* que también gozan el onanismo capitalista, basados en el apostolado de Adam Smith.

Todo asunto de fondo, incluyendo los procesos culturales, se convierte en moda. La legislación se transmuta en un bien de consumo que danza al ritmo del poder, cuyo desquicio se cocina en el contexto de una supuesta democracia… de mercado. Incólume a la crítica, el modelo socioeconómico imperante, cual boa, se autoperpetúa porque, en esta lucha por la sobrevivencia, los deshonestos acumulan riqueza y manipulan los consensos para generar más riqueza… Es una suerte de narcotráfico de dados cargados y leyes dúctiles y maleables. Este esqueleto de sociedad libre es el resultado de los mitos que sustentan la hegemonía monetaria. Ahora, se cierran las fronteras al caos que nosotros mismos creamos. Mientras tanto, la codicia extractivista genera riqueza en unos pocos y un destino social esclavizante en la gran mayoría…

En este vértigo planetario que incita al desaliento, nos quitaron las esperanzas y nos dejaron la ley del más fuerte. El carrusel de la deuda gira ram-

pante… Nos inculcan que tenemos mejor calidad de vida mientras la ciencia se retuerce entre los tentáculos del poder farmacéutico y de defensa. El conocimiento devino en un arma secreta y debe patentarse… pero también las semillas. ¿Es esto idealismo?

La revolución bacteriana y la visión de Carl Woese

Biología para un nuevo siglo

La ciencia es una búsqueda de la verdad sin limitaciones ni finalidad dirigida. Pero nuestras búsquedas se basan en representaciones parciales de la realidad y muchas veces no existe una representación única y adecuada. El avance del conocimiento es entonces una sucesión de representaciones nuevas que van suplantando a otras antiguas, ya sea porque se han agotado y no son una guía confiable o porque se formula una nueva teoría, más robusta, inclusiva y empíricamente más productiva que su predecesora. En general, la ciencia es propulsada por el avance técnico y una visión señera. Sin avances ideológicos, el futuro está bloqueado; y sin una visión señera, ni siquiera hay futuro (Sapp, 2009b).

La biología actual no está mejor entendida que la física de hace 100 años y por lo tanto se hace necesaria una mejor representación de la realidad. La aproximación ingenieril a la biología nos muestra cómo llegar a ese punto, pero no sabemos cuál es ni dónde está ese punto. Un aspecto muy pernicioso en este contexto ha sido la perspectiva reduccionista de la biología molecular, que ha percolado hacia toda la biología. Ello ha alterado completamente el concepto de sistemas vivientes y, consecuentemente, el tipo de sociedad que construimos. La concepción reduccionista tiene dos caras, una empírica y la otra fundamentalista. La primera es básicamente metodológica y se refleja en su modo de análisis. Se centra en la disección de las entidades biológicas, cualquiera sea su complejidad, confiando en lograr una mejor comprensión de ellas. El reduccionismo empírico, en cambio, no hace presunciones acerca de la naturaleza fundamental y comprensión última de los sistemas vivien-

tes. Este reduccionismo del siglo XIX define la importancia de las propiedades de sus partes constituyentes, dando por sentado que estamos tratando con propiedades emergentes. Y aunque la emergencia se requiere para explicar diferentes fenómenos biológicos, el reduccionismo fundamentalista simplemente rechaza su existencia y cercena la comprensión biológica (Woese, 2004). El pináculo del reduccionismo fundamentalista se alcanzó con la estructura del ADN y, desde entonces, la biología molecular puede descifrar el solfeo, pero no puede disfrutar la música.

La biología del siglo XX en cierta medida trabajó desde una perspectiva algo holística (Smuts, 1926), aunque una cosa es abordar problemas centrales del paradigma hegemónico y otra es trabajar en preguntas periféricas, como lo ejemplifica la evolución molecular actual. Es necesario que la superestructura biológica que se ha construido sea reemplazada por una nueva, so pena de que la política y la economía emerjan con tal fuerza que decidan sus búsquedas y definan sus objetivos futuros.

Hace unos 50 años, el físico y filósofo David Bohm se extrañaba porque justo cuando la física se alejaba de la visión mecanicista, la biología y la psicología se acercaban peligrosamente a dicha distorsión. El reduccionismo ingenieril no logra captar la esencia de la biología ni tampoco la naturaleza de las formas vivientes, excepto la naturaleza del gen y de la célula. El dato *per se* se ha convertido en la respuesta, ignorando los problemas evolutivos más trascendentes. Pero, cuando logra visualizarlos, los interpreta como accidentes históricos inconsecuentes, intrínsecamente inexplicables e irrelevantes para nuestra comprensión de la vida. Pero si la representación de la realidad convierte a la evolución en algo irrelevante, entonces debemos colegir que es nuestra representación (el mapa) y no la evolución (el territorio) lo que debe cuestionarse.

Entendemos que muchas explicaciones no son sino conjeturas, pero no es la conjetura en sí misma el anatema en biología: es la conjetura en tanto adivinanza que se disfraza de hecho final que resuelve el problema, lo que viola las normas científicas y la ética. Nos han acostumbrado a creer que descendemos de una forma primordial. Esa inferencia está basada en analogías y es inconsecuente si la aceptamos o no. Para Darwin, la cuestión de la descendencia común era una pregunta sin respuesta y una invitación a discutirlo. La universalidad de la bioquímica elevó de categoría la idea del ancestro común. No obstante, eso fue antes de que entrara con fuerza arrolladora la TGL como fenómeno trascendental de la dinámica evolutiva.

La TGL entrega una explicación alternativa a la doctrina de la universalidad bioquímica, más coherente con el avance genómico y con Evo-Devo. Al cuestionar dicha doctrina, profundamente arraigada biológica y socialmente,

la TGL ha cuestionado el modelo de evolución, el árbol filogenético universal y la descendencia con modificación. Al mismo tiempo, ha subrayado al lamarckismo. El árbol dicotómico es un artefacto gráfico, no es una forma *a priori* que la naturaleza despliega sobre el proceso evolutivo. Tampoco es un asunto de si los datos son consistentes con el árbol. Más bien debemos ver si la topología del árbol es la única forma de representar los datos existentes. Convengamos en que bajo condiciones de TGL irrestricta no habría un árbol organísmico, porque la evolución incipiente habría sido fundamentalmente reticulada y comunal. Esta aserción es la consecuencia lógica luego de la lectura de los datos.

La biología molecular ha errado reiteradamente en su obsesión con el reduccionismo metafísico. Despojó a los organismos del ambiente, los separó de su historia, del flujo evolutivo y los deshilachó *ad infinitum.* De esta forma desapareció el sentido de totalidad de la célula, del organismo multicelular como un todo, y de la biosfera como un sistema integrado (Gilbert y Sarkar, 2000). La nueva tarea consiste en resintetizar la biología, poner al organismo de vuelta en el ambiente, conectarlo con su pasado evolutivo y dejar que subsista ese flujo complejo entre organismo, evolución y ambiente.

Es tiempo de que la biología entre al mundo no lineal. Sin duda, estamos frente a un proceso dinámico y complejo (Weber, 2009), no porque ahora tenemos algoritmos, fractales y matemáticas del caos, sino porque la complejidad tiene que ver con puntos críticos de uniones que resultan en transiciones de fase. Es decir, surgen cambios en el carácter del sistema como un todo donde las transiciones producen saltos que no son predecibles a *priori.* Ante este escenario, los biólogos deberían reformular su visión evolutiva y estudiar el proceso como un sistema dinámico complejo. Otro candidato al estudio de los puntos críticos es la multicelularidad de los eucariontes y el desarrollo del lenguaje humano como salto cualitativo con relación a nuestros ancestros simios.

En relación a la multicelularidad, la arquitectura eucariótica que la sustenta es producto de simbiogénesis entre bacterias. Representa, entonces, un grado superior al de la célula bacteriana. Lamentablemente, no se aprecian esfuerzos significativos para indagar el fondo de este asunto. La célula no es un constructo de partes acopladas, laxamente organizadas en módulos semi independientes. Son intrincadas redes integradas con precisión estructural e interaccional. Pensar que un nuevo diseño celular pudiese crearse azarosamente a partir de trozos o restos de otros diseños celulares es simplemente otra falacia nacida de nuestra interpretación mecanicista-reduccionista de los organismos.

La biología celular ha sido alcanzada por la TGL, un fenómeno netamente lamarckiano que permite adquirir adaptaciones en forma inmediata. En los albores de la evolución celular, las células primitivas correspondían a una

confederación de módulos pequeños y sencillos, donde la TGL era holgadamente el factor más importante que guiaba su complejización. Dichas protocélulas deben haber adquirido rápidamente muchas funciones nuevas sin alterar su organización fundamental. De igual forma, ciertos componentes pudieron perderse o ser reemplazados por algo que en cierta manera emula la forma y la función. Los elementos enzimáticos iniciales habrían tenido una especificidad limitada para ciertas reacciones. Así, dichas protocélulas difícilmente habrían tenido un registro genealógico estable. Estas comunidades primitivas habrían evolucionado en conjunto con ciertos genes más cosmopolitas (debido a TGL) y, de ese modo, participado en un proceso evolutivo predarwiniano, colectivo y reticulado. Así, el crecimiento de los progenotes habría llevado a la aparición de entidades más complejas, por acreción. Es decir, el estado celular se habría originado en un mundo subcelular de entidades semiautónomas agrupadas con cierta laxitud. Estas interacciones múltiples habrían sobrepasado los límites de la TGL, sugiriendo una organización comunitaria formada por todo el espectro de entidades biolólógicas, algunas de ellas sin autonomía replicativa.

Las entidades celulares ancestrales habrían sido confederaciones laxas de elementos simples y modulares, que se transformaron en las células complejas de hoy día mediante una transición (o umbral) darwiniano. A medida que aumentaba la conectividad de estos sistemas dinámicos complejos, se habrían incrementado sus puntos críticos y se habrían producido transiciones de fase que alteraron dramáticamente su naturaleza. A partir de estas transiciones se habría transitado hacia un estado más complejo, con herencia vertical. En este punto conviene preguntarse: ¿cuándo y bajo qué circunstancias se inicia la evolución proteica?, ¿cómo se generó dicha novedad? y ¿cómo apareció finalmente la vida celular a partir de uno o varios ancestros comunes? Supuestamente, un dispositivo basado en el ARN (más tarde convertido en el mundo ARN) habría encapsulado estas entidades a partir de una enorme diversidad de otras, basadas en ácidos nucleicos (Woese, 2004).

Esta visión tiene consecuencias en la raíz o *locus* del árbol filogenético universal. ¿Pero qué es esta convergencia y cómo se relaciona con la era predarwiniana de evolución celular y luego con el umbral darwiniano? Si los tres diseños celulares básicos estuvieron involucrados en la forma primitiva que antecede al estado de desarrollo de la raíz del árbol, cabe preguntarse ¿qué es la raíz? A todas luces, la raíz sería un artefacto que resulta de forzar el curso evolutivo para acomodarlo a una representación inapropiada. En el umbral darwiniano, se alcanza el punto crítico donde la TGL domina la dinámica evolutiva, pero más tarde pierde preponderancia. De ahí en adelante se habrían generado genealogías organísmicas estables como las que cono-

cemos actualmente. No existe razón *a priori* para suponer que los tres diseños celulares hayan cruzado el umbral darwiniano simultáneamente; antes bien, lo opuesto es más factible. De acuerdo a la topología actual, el diseño bacteriano habría sido el primero en alcanzar ese umbral. Basándose en los rasgos que comparten los eucariontes con las arqueas, serían estas últimas el segundo linaje más ancestral. Nótese que la TGL solamente disminuye en frecuencia y alcance, pero no desaparece pues sigue vigente en la actualidad.

Como colofón, podemos decir que el siglo XXI requiere una reformulación del reduccionismo molecular, porque así como está no se diferencia de una disciplina ingenieril que no apunta a las preguntas de fondo. Socialmente, la biología debe enseñarnos a ver la realidad natural en su justa dimensión y así aprender a vivir en armonía con el planeta. Una actitud científica sana apunta a la búsqueda de una ciencia con conciencia, donde la ciencia y la técnica no subyuguen el espíritu humano y ordeñen la tierra, sino para sacralizar la vida en su justa dimensión (Ander-Egg, 1996).

¿Dos imperios o tres dominios?

Los paladines de la síntesis moderna se oponían a la división de los seres vivientes en tres dominios, e insistían en que la distinción procarionte-eucarionte tenía validez indiscutida porque las arqueas eran mucho más similares a las bacterias que a los eucariontes (Mayr, 1998). Se argumentaba que los procariontes poseían un núcleo amitótico, carecían de cromosomas ricos en proteínas, no presentaban sexualidad meiótica ni organelos celulares. Otro argumento esgrimido era que los esquemas de clasificación se basaban en el grado de diferencia. Por lo tanto, como los dos tipos de bacterias son similares (pero diferentes de los eucariontes), deberían ser identificadas como un taxón único. Consecuentemente, una clasificación con dos imperios reflejaría correctamente la estructura del mundo viviente. Aferrándose al énfasis taxonómico, Mayr sostenía que el propósito de las clasificaciones biológicas era facilitar la recuperación de información. Insistía en favor del *principio del balance* que beneficia la obtención de información si los taxa de un determinado rango jerárquico son (en la medida de lo posible) de igual tamaño y grado de diversidad taxonómica. *Ergo,* la clasificación defendida por Woese era injustificada.

La respuesta de Woese (1998) subrayó que no se trataba de diferencias sutiles sino de dos visiones contrastantes sobre la naturaleza de la clasificación biológica *(Figura 15-4).* Una clasificación biológica es una hipótesis inclusiva que guía el pensamiento y la experimentación, y que debe ser estructurada (o cambiada, si es necesario) a fin de que refleje la verdadera realidad evolu-

tiva. Insistía en que la dicotomía procariontes-eucariontes nunca había sido puesta a prueba adecuadamente y que además enmascaraba el concepto de bacteria, nunca antes desarrollado. Explicaba además que la microbiología había carecido de cohesión y había sido más bien un conjunto de hechos anecdóticos que la convertían en la hermana minusválida de las ciencias biológicas (Woese, 1994). Sostuvo, además, que la naturaleza monofilética de los procariontes siempre se dio por sentada (pero no probada) y que el concepto clásico de bacteria (Stanier y van Niel, 1962) enfatizaba sus características negativas en relación a los eucariontes. Entonces, conceptualmente, el estudio de la evolución se reorientaba desde los confines del reino animal y vegetal hacia el enorme dominio de los microorganismos, expandiendo el componente diacrónico de la evolución de manera insospechada, hace 20 años. El mundo microbiológico domina completamente el paisaje genético de la vida pues los microorganismos dan cuenta de al menos el 90% de la diversidad (Woese, 1996).

Woese adhería y defendía el verdadero propósito biológico de las clasificaciones, preguntándose si estas debían ser representaciones arbitrarias y arti-

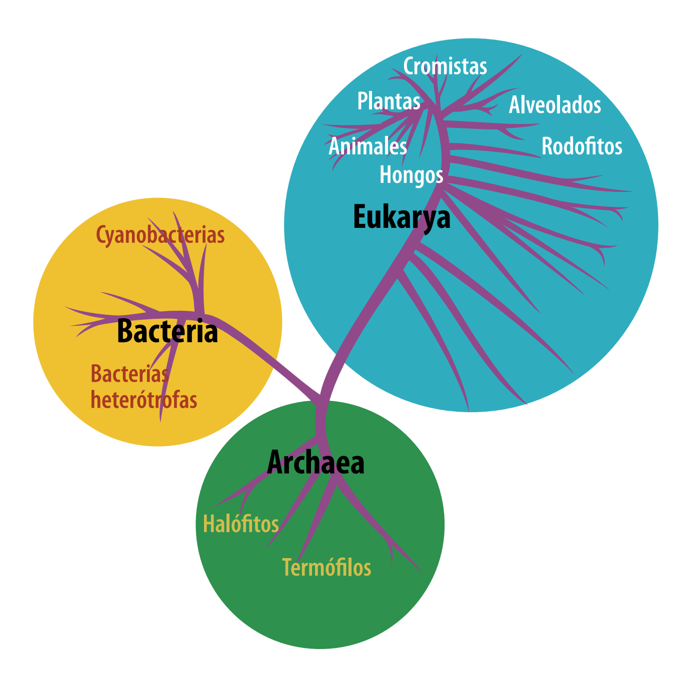


Figura 15-4 Representación genómica de la diversidad orgánica
Los marcadores moleculares ribosómicos mostraron que la diversidad biótica se agrupa en tres dominios en vez de cinco reinos. La longitud de las ramas refleja la distancia filogenética entre los taxa.

ficiales que solo tuviesen en consideración el diseño, o si debían tener poder explicativo, permitir predicciones estables y fundamentarse en su fortaleza conceptual. Con fuerza enfatizó que la taxonomía debía basarse en el parentesco de sus linajes evolutivos comunes, no en base a las conveniencias informativas o el cuidado de los usos y costumbres. Esta disputa, que finalizó con el silencio de Mayr, ilustra la diferencia entre la visión de un evolucionista y la de un taxónomo cuyos argumentos fueron débiles (Goldenfeld, 2014).

Su argumentación sobre las clasificaciones también apunta al tema de la escala de tiempo. Woese señala que tradicionalmente se ha mirado el origen de la vida como si se hubiese iniciado poco antes de la explosión del Cámbrico, en los últimos 1.000 Ma. En cambio, la biología moderna observa la vida con un telescopio que cubre los primeros 4.000 Ma (Woese, 1998). Esta visión, que abarca el tiempo cuando los linajes individuales aun no existían, entrega una visión más completa y se acerca mucho más a la verdadera naturaleza del proceso evolutivo y sus raíces. Recordemos que vivimos en un planeta microbiano cuya diversidad microbiológica aun no se conoce, pero ha mostrado que dista mucho de ser homogénea. Su apabullante complejidad y diversidad es evidente y muestra los procesos fundamentales que han moldeado las etapas incipientes de la evolución (Sarkar, 2014).

En relación a las novedades compartidas, mantenía que las invenciones globales que surgían desde una colección de entidades ancestrales diversas, eran las únicas en lograr los requisitos de aceleración y diversificación evolutiva. La síntesis moderna sustentada en la genética poblacional no puede dar cuenta de esas preguntas trascendentales, porque las bacterias no forman poblaciones panmíxicas y, si lo fuesen, enfatiza el estudio de los resultados más que la dinámica de los procesos microbianos. Estos sistemas mantienen fuertes interacciones, tanto así que las partes individuales pierden su identidad y solo importan sus interrelacioness. Así surge la idea de las redes como nodos conectados por uniones que constituyen un modelo de estructuras complejas similares a las del metabolismo o la regulación génica. La TGL es también una dinámica de redes y nodos, con microbios donantes y receptores conectados por uniones que son los genes transferidos. En este sentido, se preguntaba cómo podría haber evolucionado la maquinaria traduccional en presencia de TGL, porque este fenómeno no puede lograr mucho a menos que exista un código genético universal que permita que los genes transferidos puedan expresarse en el organismo receptor.

Con respecto al origen del código genético, su visión era la de un orden causal y no la de un accidente congelado en el tiempo. Esta perspectiva hace desaparecer muchas dificultades si pensamos que la evolución fue fundamentalmente comunitaria al inicio. Su curso habría consistido de tres etapas:

a) evolución comunitaria débil, que habría finalizado con la emergencia del código genético universal; **b)** evolución comunitaria fuerte, que habría desarrollado la complejidad exponencial de los genes; y, **c)** transición darwiniana que conduce a la evolución individual (vertical). El código genético resulta ser entonces una expresión del proceso de traducción y su significado reflejaría las etapas del curso evolutivo. La evolución comunitaria habría dado como resultado un código genético universal que es mucho más que el promedio de la distribución darwiniana aleatoria. La evolución del código genético universal, la traducción y la organización celular, parecen seguir una dinámica a todas luces lamarckiana (Vestigian y cols., 2006).

El árbol de la vida y el ancestro universal

Aunque sin evidencia, tradicionalmente se ha aceptado que el dominio eucarionte apareció solamente una vez y que todos sus descendientes derivan de un ancestro común, también de naturaleza eucarionte. Woese propone la existencia de un dominio hipotético de menor complejidad:; los *Progenotes*, entes estructurados que habrían precedido y dado origen a los procariontes (Woese y Fox, 1977). Por lo tanto, las relaciones filogenéticas no pueden establecerse mediante propiedades incomparables. ¿Y cómo sería la vida antes de LUCA, considerando la importancia que tiene la TGL en la dilución del componente genealógico? Aquí volvemos al progenote, que caracterizó la fase inicial de la vida antes de la distinción entre el genotipo y fenotipo y cuando la dinámica traduccional de dichas protocélulas aun era imperfecta. La emergencia de la relación fenotipo-genotipo habría sido una de los agentes primordiales en la evolución de la célula. Inicialmente, la comunidad de progenotes habría traducido con imprecisión, generando múltiples segmentos genómicos presentes en muchas copias en cada protocélula. En este escenario, la endosimbiosis habría sido una propiedad ancestral que dominaba la evolución de los progenotes.

El genoma representa el registro final de la historia evolutiva de los organismos. Así, el ARNr representa un sistema aislado cuyos cambios en las secuencias habrían ocurrido lentamente, permitiendo la detección de asociaciones entre bacterias sin parentesco directo. Para ello, Woese trabajó con modelos de evolución de la traducción, que necesitaban tener un modelo de control o una especie de hipótesis nula con la cual comparar dos modelos mínimos que difiriesen en los ingredientes. De este modo, esperaba comprender separadamente sus contribuciones dinámicas, usando la evolución darwiniana como modelo de control y en donde la TGL emergía acelerando la dinámica evolutiva debido a su efecto de redes colectivas. Este escenario habría

comenzado cuando las *temperaturas genéticas* eran mucho más altas y los progenotes eran muy simples. En ese tiempo, los sistemas de procesamiento de información no eran tan acuciosos y tanto la mutación como la TGL mantenían tasas elevadas (Woese, 1998). Esta visión emergente de los microbios como comunidades de intercambios genéticos ha llevado a revisar el concepto de organismo, de especie y la naturaleza de la evolución misma (Goldenfeld y Woese, 2007; Sapp, 2009b).

Para Woese, su concepción del árbol universal no confiere importancia a las relaciones genealógicas basales, porque los principales sistemas celulares aun no cristalizaban (Woese, 1994; Koonin, 2014). Por lo tanto, LUCA se identifica no como un organismo único sino como el residuo de un estado colectivo de la vida en presencia de una rampante TGL. Es decir, *LUCA tenía una historia física, pero no genealógica*. Su crítica sobre LUCA señala que si el sistema no evolucionó como un todo debido al intercambio de partes, no habría individuos diferenciados. Ahora bien, si estos *individuos* que muestran variación fenotípica estuvieron potencialmente sujetos a selección, se habría estado violando el primer criterio de evolución por selección natural (Sarkar, 2014). En su opinión, LUCA no era un organismo o comunidad de organismos. Habría sido un estado comunitario, un tejido laxo o un conglomerado diverso, compuesto de protocélulas que evolucionaron como un solo linaje que eventualmente se transformó en tres líneas de descendencia (Woese, 1998). Ante este escenario, el árbol de la vida carecería de méritos para representar el curso de la evolución, ser una herramienta de reconstrucción y servir como metáfora.

Para Alfred N. Whitehead (1978), el problema con la visión darwiniana radica en que interpreta la evolución como una procesión de formas, cuando en verdad el foco de atención debería ser el proceso que originó el cristal y no los reflejos que emanan de sus facetas. En tal sentido, la TGL debe pensarse más como proceso y menos en la forma de originarlo. La doctrina del descendiente común descansa sobre la presunción tácita de que la dinámica del proceso evolutivo permanece invariable a medida que aumenta su complejidad, especificidad, formas celulares, etc. No obstante, las formas mencionadas son en esencia los procesos mismos. Por lo tanto, los cambios fundamentales a efectuarse tendrían que ver con la dinámica evolutiva subyacente, porque ni la doctrina del ancestro común ni sus variantes pueden captar el tenor de la dinámica evolutiva basada en la organización celular (Woese, 2002).

Teoría de la célula

Las células eucariontes están organizadas en una forma distinta y más compleja que la de los procariontes (Harold, 2001). Sin embargo estas disimili-

tudes no garantizan que ambos grados evolutivos representen dos extremos filogenéticos ni que se puedan comparar directamente entre sí. El problema de fondo es que esta división no es filogenética, aunque se la ha tratado como si lo fuese. Esta dicotomía se puso en duda debido a que la diferencia entre las arqueas y las eubacterias era mayor que entre un humano y una planta. Además, los procariontes habían sido considerados erróneamente monofiléticos y su definición estaba asociada a la supuesta imposibilidad de analizar filogenéticamente a las bacterias. El argumento, que sostenía que sus rasgos estructurales no eran más útiles que sus propiedades fisiológicas, terminó generando una paradoja que ponía en jaque el origen monofilético de la vida (Sapp, 2005, 2006).

Las células evolucionaron en un mundo de ARN junto con el proceso de traducción, transcripción y finalmente con la estructura genómica moderna y la replicación. Este ambiente habría consistido en una variedad de agregados supramoleculares que originaron la organización de los tres tipos fundamentales de células. El tipo y el grado de novedad requerida para que evolucionase una célula proteinácea es prácticamente imposible en el contexto de un acervo genético limitado. Consecuentemente, la invención de los diseños celulares habría ocurrido a partir de un conjunto de entidades ancestrales diversificadas, capaces de proveer los requisitos para la novedad. Efectivamente, el inicio del protocolo *innovar y compartir* inyectaba energía al proceso de complejización. La evolución celular habría comenzado colectivamente y generado varios otros diseños celulares, simultáneamente. En esta etapa, también ocurría TGL y se formaba el código genético universal.

La TGL no derriba la noción del árbol universal; pero cambia su naturaleza porque no refleja un agrupamiento continuo sino un panorama más diverso y claro para definir y distinguir a los organismos (Morell, 1997). El árbol universal trasciende la era de las células modernas debido a que sus ramificaciones se extienden hacia un pasado donde las entidades, laxamente acopladas, eran considerablemente más elementales que hoy día. La TGL afecta y modifica la creencia en que la raíz del árbol universal representa el primer estadio en la evolución celular. Posteriormente, las células habrían formado entes lo suficientemente integrados como para evitar los efectos erosionantes de la TGL.

Las células ancestrales inicialmente no habrían mantenido un registro genealógico estable. Los linajes individuales o especies que emergieron desde este caos comunal ancestral habrían aparecido solo cuando su organización alcanzó un determinado grado de complejidad e interconexión. Ciertas funciones claves como la traducción, marcan esta transición hacia mayor complejidad e integración desde donde surge el *umbral darwiniano*. Su aparición marca la emergencia de la organización celular moderna, que convencional-

mente percibimos como la raíz del árbol universal. Depués del umbral aparece la selección, pero la TGL no finaliza, sino que ambas siguen gravitando.

Suponiendo que los ancestros de las células modernas eran de naturaleza laxa, el proceso inicial de la evolución celular habría estado dirigido básicamente por la TGL. Las células transitaron desde una historia completamente efímera a una cada vez más permanente. Una vez que se cruzó el *umbral darwiniano*, se habría originado la especiación tal como la conocemos. Los diferentes tipos celulares habrían cruzado este umbral más o menos independiente y asincrónicamente. Aun queda por determinarse el orden en que las arqueas y los eucariontes cruzaron sus respectivos umbrales. La visión darwiniana proyecta al individuo como unidad fundamental de la vida y, por lo tanto, de estudio. En cambio, Woese enfatiza que la unidad es la célula y sostiene que su evolución es el objetivo fundamental de la biología evolutiva. Este proceso de formación de unidades autoperpetuantes habría cristalizado asincrónicamente (Woese, 2000).

Las principales contribuciones de Carl Woese están expuestas en el reciente libro **The Logic of Chance: The Nature and Origin of Biological Evolution,** de Eugene Koonin (2012). Esta obra, cuyo título y desarrollo recuerda el clásico libro de J. Monod, **Chance and Necessity,** está centrada en la genómica comparada y señala la inadecuación de la selección natural como mecanismo evolutivo. No obstante, Koonin no aborda una propuesta de proceso biológico que permita explicar la naturaleza y el origen de la variación genómica ni tampoco sus implicancias macroevolutivas. Tampoco discute por qué los análisis filogenéticos dicotómicos de animales cuyos genomas se han secuenciado completamente, están plagados de incertezas, politomías e incongruencias *(e.g.,* Hinchliff y cols., 2015; Teldford y cols., 2015).

Ciencia y humanismo: la visión de Erwin Schrödinger

Erwin Schrödinger sobresalió como físico de talla mundial. También contribuyó al desarrollo conceptual de la biología del siglo XX, reflexionando acerca de la vida y la evolución biológica. Sostuvo que la teoría cuántica permitía abordar la comprensión de lo viviente desde una perspectiva determinista y no meramente estadística, como sucede hasta nuestros días. Reflexionó profundamente sobre la vida y la evolución desde unas coordenadas físicas y metafísicas. Para él, las fronteras entre lo científico y lo filosófico no están delimitadas claramente y los debates más interesantes se plantean precisamente en las zonas ecotonales entre ambos dominios del conocimiento. Sus motivaciones más profundas se centraban en la naturaleza, las preconcepciones que gravitan sobre su inteligibilidad, y en los alcances y límites de la causalidad natural. Estas ideas concuerdan con las de Whitehead (1920), que incluyen la interrelación del tiempo y del espacio.

Un tema recurrente en su pensamiento era si los procesos moleculares estaban o no sometidos a reglas estrictas. Sostenía que el determinismo absoluto era innecesario y que la validez de los principios deterministas era meramente estadística. Consecuentemente, el azar tenía un lugar en el universo siempre que su presencia estuviese disimulada bajo las leyes que rigen para los grandes números. Su visión cuántica del mundo no supuso una confirmación de la acausalidad, sino más bien una restauración de la confianza en los procesos individuales (Bohm y Hiley, 1993). Estas consideraciones sobre causalidad y probabilidad son relevantes para el problema de la vida y la evolución subsecuente. Para Schrödinger, la vida consiste en el comportamiento

ordenado de un sistema que, de acuerdo a los módulos de la física clásica, debería transitar más bien de un modo caótico e impredecible. La originalidad e impresión general de su postura incidió en los físicos cuánticos, quienes reemplazaron la ciencia determinista de sus predecesores por una física de la incertidumbre y la indeterminación. La vida interpretada en términos de orden/desorden es un misterio cuyo atractivo consiste en explicar la inverosímil estabilidad de estas *estructuras* termodinámicamente inestables.

Respecto de la vida, cualquiera se desconcierta por la excepción al segundo principio de la termodinámica, que pronostica la tendencia de los sistemas a evolucionar hacia los estados más desorganizados y probables. Sin embargo, no existe tal paradoja pues las leyes de la física clásica son modificadas por la teoría cuántica, especialmente a bajas temperaturas. La vida es un sistema paradójico particularmente notable. El comportamiento ordenado y reglamentado de la materia no depende solamente de su tendencia a pasar del orden al desorden, sino además de la condición preexistente (Bertalanffy, 1982). Como consecuencia, orden y desorden, caos y cosmos, azar y necesidad, son los polos alrededor de los cuales gira el dominio de la vida. La estructura molecular básica forma un patrón de agregación que se repite una y otra vez hasta formar un conjunto simétrico reconocible a nivel macroscópico. La naturaleza se hace visible, tal como lo atestiguan los fósiles de Burgess Shale (Gould, 1989).

Su posición filosófica podría enmarcarse en un panteísmo idealista que él denomina *teoría de la identidad*. Afirmó taxativamente que si se aceptaba la contraposición entre la mente y la materia como una dicotomía irreversible, habría que apostar por la preeminencia de la primera. Sus obras coinciden en referirse a la esencia de la vida y a su despliegue en el tiempo mediante evolución. Filosóficamente, la solución de Darwin le resultaba pesimista y decepcionante por la pasividad que atribuía a los seres vivientes en lo referente al cambio evolutivo. Por el contrario, la visión de Lamarck le parecía atractiva, alentadora y vigorizante, porque otorgaba protagonismo a los organismos en su adaptación al medio. Con esta visión, el problema del diseño desaparece, pero aparece una contraposición ontológica irreductible entre el determinismo causal y la finalidad teleológica. Estas posiciones representan dos modos diferentes de comprender un proceso irreversible que transita desde el pasado hacia el futuro. La flecha del tiempo va en solo una dirección y el drama de los evolucionistas es que deben apoyarse en el *después* para explicar el *antes*. Es decir, se estudian los resultados para comprender el proceso; o las consecuencias, para entender las causas. En este punto, la investigación científica en biología llega a sus límites naturales, que colindan tanto con la ética como con la lógica (Arana, 1998).

Su concepción del mundo está plasmada en **My View of the World** (Schrö-

dinger, 1964), donde condensa muchas ideas innovadoras que posteriormente ampliaron y profundizaron Fritjof Capra, Humberto Maturana, James Lovelock y otros autores de la nueva conciencia (= *New Age*). En cuanto a la metafísica, lamentaba que Kant hubiese acabado con ella, convirtiendo de paso al arte y la ciencia en meros esqueletos sin alma. Como la metafísica aporta la guía por donde avanza la ciencia, al dejarla de lado le añadió un problema ético a las preguntas cruciales sobre la vida, la ciencia y el humanismo. Sostenía que la hipótesis del mundo material es metafísica pues no corresponde a nada observable objetivamente. Además, la consideraba mística porque emplea una interacción arraigada como experiencia enriquecedora *post hoc*. Solo la percepción sensorial o los actos volitivos se perciben y observan en la práctica. La causa se añade a la experiencia exclusivamente mediante la imaginación y, por lo mismo, constituye un constructo mental. Así, al igual que para muchos otros pensadores, el mundo exterior y la conciencia son una misma cosa. La diferencia entre lo orgánico y lo inorgánico no residiría en la naturaleza del objeto sino en el punto de vista del sujeto, porque el mundo es conciencia. En su compromiso por la vida, sostuvo que nuestro *homo sociabilis* interior tendrá que sufrir una profunda transformación para quitarse de encima la arraigada postura de competitivivad, egoísmo predatorio, explotación y derroche, hacia una cosmovisión diametralmente opuesta que comprenda la filosofía del organismo y del espíritu. De lo contrario, sucumbiremos como especie al haber perdido el rumbo, porque una especie que destruye su hábitat se destruye a sí misma (Bateson, 1979).

En relación a la realidad, Schrödinger no suscribía el dualismo razón/ser o el de mente/materia. Sostenía que mediante la comunidad del lenguaje era posible adentrarse en la coherencia del mundo, porque las lenguas originarias se crean mediante onomatopeyas de la naturaleza (Cassirer, 2005). Del proceso de prueba y error se logra el lenguaje como un sistema cerrado y autorreferencial. Conceptos como realidad y existencia son vacíos, e intentar comprender su naturaleza es como tratar de pasar desde un idioma a otro, sin referencia gramatical.

En su reflexión sobre la ética sostiene que caminamos guiados por el misticismo y la racionalidad; dos hipótesis fundamentales que conforman nuestra perspectiva del mundo exterior. O bien tenemos que suponer que no somos sino aspectos diversos del UNO: la totalidad. Pero advierte también lo fácil que es caer en los desvaríos supersticiosos y los halos dogmáticos, agregando que *el milagro es el hijo amado de la fe*. Y esta afirmación no tiene nada de trivial si se trata de vivir humanamente bajo cualquier circunstancia (Campbell, 1973, 1974). Tenemos tan arraigada inconscientemente la existencia de una realidad exterior que falta mucho para clarificar los hechos y enmendar el

rumbo. Consecuentemente, podemos preferir cualquiera de las dos hipótesis místico-metafísicas: **a)** la existencia de una realidad externa y objetiva que es nuestra hipótesis positivista del diario vivir; la otra, **b)** que somos una conciencia única alumbrando al mundo y su orden implícito (Bohm y Hiley, 1993). Esta segunda alternativa propone abrazar ideas y espiritualidad sin apellidos a fin de cambiar el paradigma hegemónico vigente, heredado hace 200 años y que tiene al planeta sumido en una crisis social, económica y ambiental.

El pensamiento de Schrödinger apunta hacia horizontes científicos, procurando acercar el orden termodinámico con la complejidad biológica. Por adentrarse en el dominio interno, llega al campo de la filosofía, donde enfatiza la dialéctica del determinismo y del azar frente a conceptos como libertad, creatividad, naturaleza de la realidad y responsabilidad individual (Bertalanffy, 1982; Morin, 1984). En sus libros **La Naturaleza y los Griegos** y **Ciencia y Humanismo** (Schrödinger, 1954) sugiere volver la atención hacia los pensadores de la antigüedad, para ver cómo percibieron la realidad y qué cualidades los llevaron a tales concepciones, aun vigentes. Claramente, todo nuestro pensamiento, las categorías lógicas en las cuales nos movemos y los diseños lingüísticos que usamos, son el resultado de los grandes pensadores de la antigüedad. Es decir, nuestro bagaje intelectual proviene de los griegos. Por lo tanto, ignorar el pasado no solamente es indeseable, sino simplemente sesgado y miope. El componente diacrónico de la cultura se nos cuela por todas las rendijas del pensamiento y nos recuerda que nos movemos con la irreversibilidad de la flecha del tiempo (Prigogine, 1980; Prigogine y Stengers, 1984). Sus estudios sobre la ciencia griega antigua tienen el mérito de haber rescatado la visión científica del mundo y las razones de nuestras arraigadas creencias sobre la continuidad tiempo-espacio. Pero además brindaron un sabio y prudente escepticismo respecto de la relevancia de la ciencia como herramienta última que permite desenmarañar los misterios más recónditos de la existencia humana. La pregunta primordial e irresuelta que surge al respecto es: *¿de dónde venimos y hacia dónde vamos?* Su interés por los orígenes del pensamiento científico parte de la preocupación por la frontera entre el observador y lo observado (Morin, 1984). Además, apunta a conocer las causas intrínsecas del conflicto entre religión y ciencia o entre filosofía y física, que se ha ido agravando desde los albores de la ciencia del siglo XVIII hasta nuestros días (Russell, 1945). Sin duda, un pensador que deja huellas profundas no solo en los biólogos, sino en todo ser humano responsable.

Ciencia y humanismo

Respecto del valor que tiene la investigación científica, Schrödinger consi-

deraba que las ciencias naturales estaban al mismo nivel que otros tipos de conocimiento. No obstante, es escéptico frente a la aseveración de que la felicidad humana ha aumentado gracias a los progresos técnicos e industriales derivados de dicho conocimiento. *La ciencia, el aprendizaje y el saber constituyen la única y verdadera fuente de todo esfuerzo espiritual humano*.

En lo social, coincidía en el poder creciente del estado (ahora, reemplazado por el mercado y las transnacionales) y se revelaba contra toda política que coarta la libertad individual so pretexto de *proteger* al ciudadano más allá de lo necesario. Con visión señera, sostuvo que el orden mundial hegemónico constituye el mayor peligro para el desarrollo de la cultura del futuro (Toffler, 1990). Nótese que, a medida que los tiempos cambian, van perdiendo terreno las voces que, aunque acusadas de diletantes o conspirativas, se atreven a pensar, hablar o escribir sobre temas que requieren algo más que publicar en revistas de corriente principal. La sociedad se encuentra en una encrucijada entre el rigor y la imaginación desarticuladas. La nitidez de esta distinción se desdibuja cuando nos acercamos a ella con espíritu crítico. Entonces descubrimos que la correlación de fuerzas y el sentido mismo que posee cada una de estas esferas han variado en el tiempo (Toffler, 1990). En efecto, la privacidad, el individualismo y la libertad personal respecto de la esfera privada, han sufrido notables mudanzas (Sennettt, 2000). También las ha sufrido el ciudadano como miembro de su comunidad política, y más aun quienes entran en la contienda por el poder, ostentan cargos públicos o influyen sobre una esfera pública (Sennettt, 2011). Frente a ello, debemos esforzarnos en no perder de vista el rol que desempeñan las disciplinas humanistas en la gran ópera de la vida humana. Es imperativo mantener el contacto con la naturaleza y el trasfondo ético, para así poder vivir decentemente, como el héroe de las mil caras. De ese modo se mantendrá el contacto íntimo y reflexivo con uno mismo (Campbell, 1973, 1974). El libre albedrío conlleva preponderantemente la conducta ética del hombre, porque la autoconciencia es inescapable. Al enfocar estos temas, Morin (1998) también ilumina muchos aspectos generalmente soslayados, cuestionando presuposiciones dadas por evidentes e incluyendo las preocupaciones éticas como directrices centrales para el estudio de procesos sociales, bajo el entendido de que la ética evoluciona en sí misma como un proceso social. Por lo tanto, *una nueva perspectiva moral es necesaria, en que la sumisión a los dictados de la naturaleza se reemplace por lo más excelso del espíritu humano, que la incluya en un diálogo fecundo. Cuando exista esa moral, la ciencia que aparentemente ha librado al hombre de su cautiverio de la naturaleza, podría librarle del temor irracional que lo acompaña* (Russell, 1969).

Si el científico no logra comprender y explicar lo que hace, nuestros esfuer-

zos son fútiles. Muchos creen, en su ingenuidad, que el principal cometido de la ciencia apunta a inventar o desarrollar nuevos dispositivos que aporten comodidad a la vida diaria (Morin, 1998). Esta creencia malsana nos mantiene esposados al mito de una *mejor calidad de vida*. No olvidemos que trabajamos con modelos, representaciones que corresponden a un simple apoyo mental o un instrumento de reflexión a partir del cual deducimos, basándonos en resultados previos. Luego verificamos si nuestras expectativas fueron razonables, y los modelos, adecuados. Y se dice *adecuados* en vez de *verdaderos* porque, para serlo, tienen que admitir una comparación directa con los hechos reales, cosa que no sucede con la síntesis moderna.

A Schrödinger también le inquietaba el lugar que ocupa la conciencia en la evolución de la vida y el papel de las cuestiones morales en el desarrollo de la mente humana. Así, transitaba sin reparos por terrenos tradicionalmente ocupados por filósofos, teólogos, psicoanalistas y hasta políticos. Respecto de la visión científica del mundo, sostiene que esta nos concede una completa comprensión de lo que sucede y nos permite imaginar el despliegue total de las cosas mediante un prisma que semeja un reloj mecánico (Morin, 1984). Así, todo lo que la ciencia conoce puede seguir de la misma manera, sin que haya conciencia, voluntad, intentos, esfuerzos, dolor, placer y responsabilidad conectada al conocimiento. La ciencia en principio puede describir la totalidad de lo que sucede fisiológicamente, desde el momento que escuchamos una mala noticia hasta el momento en que emergen las lágrimas. Pero es completamente ignorante e incluso reticente respecto de los sentimientos de dolor que acompañan al fenómeno empírico del llanto. Caben pocas dudas, entonces, de que necesitamos una nueva filosofía (Russell, 1945, 1969). La academia se ha convertido en una suerte de acrobacia intelectual, ajena a las realidades de nuestro tiempo, donde el colapso de los valores sociales ha seguido de la mano al resquebrajamiento de la religión y de la filosofía.

Apoyándose en una cita de Demócrito, Schrödinger sostiene que a fin de bosquejar un panorama del mundo externo, hemos usado dispositivos tan simplistas que hemos eliminado o removido nuestra personalidad y espiritualidad del contexto. Así, nuestra visión científica del mundo no contiene valores éticos ni estéticos, ni palabra alguna con respecto a nuestro alcance o destino y, si lo prefieren, acerca de Dios. Pero la ciencia es tildada de atea. Por lo tanto no debe sorprendernos que nuestra cosmovisión no contenga azules o amarillos, amargura o dulzura, belleza, tristeza, etc., porque, si por consenso nuestra personalidad y humanismo han sido removidos de la ciencia, ¿como podría contener la idea más sublime que despliega la mente humana? (Schrödinger, 1951).

La visión organísmica de Ludwig von Bertalanffy

Ludwig von Bertalanffy (1901-1972) es una figura clave en el desarrollo de la biología teórica, en particular con la publicación de **Perspectivas en la Teoría General de Sistemas (**1982). En sus primeras apreciaciones reconoció la necesidad de considerar a los organismos como sistemas u organizaciones, formadas por partes y procesos jerárquicos. Denominó *biología organísmica* al programa de investigación resultante de esta visión que, dicho sea de paso, liga sus ideas con las de Evo-Devo. Distinguió dos áreas en la biología teórica. La primera es epistemológica-metodológica e incluye el análisis racional y lógico de las bases del conocimiento, el problema de la teleología y una crítica al mecanicismo. La otra se asemeja a la física –donde la división entre lo experimental y lo teórico está bien establecida– y tiene que ver con la formulación de leyes naturales básicas que pueden ser puestas a prueba experimentalmente.

Las partes y procesos de un organismo se organizan jerárquicamente a través de un intercambio continuo de materia y energía, que le permite perdurar incluso frente a disturbios externos. Luego se pueden hacer predicciones que se comparan con las observaciones o los experimentos. Así, el gran objetivo de la biología teórica consiste en formular leyes de la naturaleza. Su punto de inicio corresponde a una hipótesis derivada intuitivamente. Los datos empíricos son útiles en este proceso, pero el objetivo es deducir datos a partir de la teoría. Las leyes son sentencias derivadas deductivamente, que se siguen de las precondiciones teóricas. En cambio, las reglas son generalizaciones inductivas de datos empíricos, pero no resultan de una necesidad lógica.

La organización raramente se distingue del orden. Siendo diametralmente opuesta a la perspectiva atomista, la *totalidad (Ganzheit*) es una característica fundamental de la vida y debe investigarse empíricamente. Los experimentos en erizos que, aunque divididos en las primeras etapas del desarrollo, originaban organismos completos, fueron el argumento crucial para acuñar el concepto ya mencionado. La biología organísmica se enmarca en el positivismo, de modo que aspectos metafísicos como el alma y la entelequia, le son ajenos. En sus palabras, *la perpectiva organísmica es la concepción del sistema como un todo, opuesto a los puntos de vista analíticos y aditivos; es una concepción dinámica que se opone a la visión teórica de la máquina. Es la consideración del organismo como actividad primaria, en oposición a su reactividad primaria*. Esta definición corresponde al programa de investigación de la biología organísmica, mientras que los intentos de explicar la vida corresponden a la Teoría Sistémica de la Vida (Bertalanffy, 1982).

Respecto de la teoría sintética de la evolución, sostiene que la selección puede actuar solamente sobre caracteres existentes, pero no logra explicar los problemas esenciales de su origen. Afirmaba que para un organismo es más relevante estar en un lugar o situación ventajosa que portar pequeñas modificaciones útiles. También se preguntaba si es que la organización compleja de los taxa superiores debía explicarse en términos de beneficios adaptativos, y finalmente, si es que estas modificaciones eran útiles en algún sentido. La utilidad no es empírica, sino un problema conceptual inapropiado donde se estipula *a priori* que todo lo que existe en un organismo es beneficioso. Es suficiente que los caracteres no sean desventajosos. Además, no entendía cómo los cambios aleatorios en las partes individuales podrían originar sistemas de órganos interactuando armónicamente. Esta crítica la han esbozado tanto los detractores de la síntesis como los círculos creacionistas.

La doctrina de la descendencia, inferida a partir de observaciones morfológicas, embriológicas, bioquímicas y geológicas, semeja peligrosamente a un axioma incrustado en una lógica innecesaria. Para los disidentes, no hay discusión posible. Además, la doctrina es independiente de como luce el árbol de la vida y qué factores explican la evolución. Con respecto a la condición lógica, sostenía que la evolución no es un hecho, si es que así designamos algo que es observable directamente. Más bien se trata de una extrapolación de ciertos hechos cuya justificación descansa en evidencias independientes que la apoyan, pero no la demuestran. Esta misma crítica la ha expuesto Grassé (1977) con toda fuerza y, consecuentemente, habla de *transformación,* no de evolución. Bertalanffy reconoce que los organismos se originan por la reproducción parental y que la consanguinidad produce organismos muy parecidos a sus padres. Sin embargo, la descendencia ocasionalmente varía con res-

pecto al fenotipo parental.

Las extrapolaciones evolutivas requieren presunciones de índole controvertida: por ejemplo, aseverar que en miles de años no ha sucedido nada más que lo que vemos en los pocos años de experimentos de laboratorio. Además, Bertalanffy consideraba que se necesita analizar y clarificar el concepto de adaptación y su propósito, y tampoco creía que el cambio direccional ontogenético resultase de adaptaciones, y por consiguiente, de factores externos. Esta conclusión no se deriva de las premisas iniciales ya que la selección representa una condición necesaria, pero no suficiente. Reconoció que los fenómenos microevolutivos pueden explicarse por mutación, selección y aislamiento, siempre que exista un *Bauplan*. Por lo tanto, la teoría sintética es incapaz de explicar la macroevolución y el origen de las unidades sistemáticas mayores, algo enfatizado en esta obra. Sostiene además que la ecuación que equipara *evolución* con *adaptación,* no se ha probado y, por lo tanto, no es un principio *a priori* de la evolución. Para él, los organismos son muchísimo más que un montón de características hereditarias o genes barajados accidentalmente en conjunto (Drack, 2015).

Hacia una física de los sistemas biológicos

La física de los seres vivos debería ser fundamental en una descripción general de los procesos evolutivos y así reflejar las simetrías dinámicas permisibles y no solamente las configuraciones estáticas. Tal descripción debería constituir una suerte de contraparte para comprender los estados emergentes y debería abarcar la totalidad del proceso evolutivo. Esta perspectiva exige redefinir el discernimiento biológico para comprender la materialización y la existencia de la vida en la tierra.

La biología ha negado en gran parte la primera condición y, respecto de la segunda, ha confundido la comprensión de su materialización con la comprensión del fenómeno en sí mismo (Goldenfeld y Woese, 2011). Sin duda que algunas dificultades conceptuales, con respecto a la vida, requieren entender la superconductividad como un proceso de ruptura de la simetría y, por lo mismo, nadie debería sorprenderse de que este dinamismo se observe en ambientes extremos, que exista la TGL o formas vivientes multicelulares anóxicas. Se trata de alcanzar una visión más unificada, que evite la multiplicación de hipótesis *ad hoc* que solo revelan las limitaciones de nuestros modelos. Ello implica reconocer que la biología es una manifestación de la evolución y no al contrario.

La escasa comprensión de por qué existe la vida se manifiesta tanto en biólogos como en físicos. La mayoría de los biólogos creen que su rol vital es una

ingeniería inversa fundada en un ejercicio reduccionista que ha sido notablemente exitoso. Pero la existencia de la vida no puede entenderse en términos genéricos, sino como un fenómeno emergente que surge como consecuencia inevitable de las leyes de la física estadística fuera del equilibrio. Porque uno se pregunta ¿cómo es que la materia se autoorganiza en jerarquías que son capaces de generar bucles de retroalimentación que conectan múltiples niveles de organización, que además evolucionan? Sin duda que el proceso debió haber sido guiado por una termodinámica irreversible. No obstante, su extensión hacia la emergencia de estructuras evolutivas permanece nebuloso, porque las leyes físicas que gobiernan la dinámica lejos del equilibrio aun son desconocidas.

El problema del origen de la vida puede conceptualizarse como un proceso de emergencia bioquímica a partir de una protobioquímica que afloró desde la química orgánica y la geoquímica de la vida primigenia. Entendido así, los recursos de la dinámica de los sistemas complejos pueden entregar un marco conceptual más robusto, dentro del cual explorar las posibles vías de complejización química que condujeron a la biosemiosis de los sistemas vivientes. En tal caso, la emergencia de la vida, la selección natural y la biosemiosis resultarían de profundas leyes naturales que recién empezamos a comprender. Estos principios reflejan un cierto holismo sistémico en el origen de la vida (Smuts, 1926). Por lo tanto, el desarrollo de una conceptualización semiótica requiere una teoría biológica mucho más general (Weber, 2009).

La organicidad propia del desarrollo ontogenético nos muestra que las propiedades de un nivel de complejidad no pueden adscribirse directamente a sus partes constituyentes, debido a interacciones cruzadas. Al igual que con la memoria, tales propiedades no están en ninguna parte específica. Aparecen mediante la interacción entre las partes constituyentes y por eso se les denomina propiedades emergentes. La conciencia es un fenómeno emergente del más alto nivel, pero sus bases corresponden a un sistema neuronal organizado en un nivel más elemental. Pero no todas las propiedades emergentes conducen a la organicidad. El lenguaje ofrece una analogía para comprender lo dicho anteriormente. La combinación de letras forma palabras y cierta organización de palabras forma frases. El significado de la frase depende de sus palabras. Pero el significado de las palabras es a menudo definido por el significado del párrafo completo, es decir, el todo define a las partes. El significado del párrafo es obviamente determinado por el significado de las palabras, pero dicho significado está determinado por el contexto en que se encuentra la frase. Así, las partes determinan los todos y los todos determinan sus partes, permitiendo así que se definan sus propiedades. Por ejemplo, en la embriología renal, la interacción de la yema ureteral con el mesénquima

metanefrogénico da origen al nefrón. Pero si se cultivan ambos por separado, ninguno forma la parte correspondiente del riñón. En cambio, colocados juntos, las células mesenquimáticas forman los 10 tipos celulares necesarios para la filtración glomerular. Por su lado, la yema ureteral se bifurca como lo haría en un organismo intacto (Gilbert y Sarkar, 2000). Este fenómeno constituye una prueba crucial contra un sistema reduccionista. Dependerá de si el sistema unitario ordenado puede constituirse (o no) en algo funcional, solamente por las propiedades de sus componentes, luego de disgregarlos en un montón de partes aisladas.

En sus estudios de los sistemas complejos, Bertalanffy (1982) comprendía la organicidad biológica mediante tres componentes. Primero, el reconocimiento de la totalidad a través de la regulación. Segundo, la noción de que cada todo era un ensamblaje dinámico compuesto de elementos interactuantes. Y tercero, la existencia de leyes apropiadas en cada nivel de la organización, desde los átomos hasta los ecosistemas. Este último componente surge como una propiedad emergente, donde cada nivel tiene sus propias reglas que imposibilitan reducir, por ejemplo, las propiedades tisulares a fenómenos atómicos (Drack, 2015).

Para algunos biólogos, las propiedades emergentes tienen aspectos predecibles de la materia; para otros, dichas propiedades no pueden ser predichas aunque se tenga el conocimiento total de sus componentes. Entonces, se alega que no vale la pena estudiarlas. Aun más, el reduccionismo del siglo XX reinterpretó la naturaleza holística (u organísmica) de la ontogenia como un epifenómeno de los genes. Como resultado, sobrevino un decremento de los niveles de estudio del desarrollo ontogenético, ya que primero se removió el nivel ecológico y luego el organísmico. Los genes pasaron a funcionar culturalmente como una esencia invariante, similar al concepto cristiano del alma. Por lo tanto la ciencia (y sobre todo la genética) se consideran reservorios de la verdad, de la identidad y el carácter, independiente de la incertidumbre social (Gilbert y Sarkar, 2000). Basándose en que los seres vivientes son unidades integradas más grandes que la suma de sus partes, E. Mayr ha afirmado enfáticamente que la biología no es reducible a la física, contrariando las tendencias sociales y filosóficas que ven en ella la ciencia básica para todas las explicaciones. Baste recordar que en los albores de la cristalización macromolecular, los principios que dirigían los procesos de complejización eran físico-químicos, no biológicos.

El pensamiento de C. Woese, E. Schrodinger y L. von Bertalanffy constituye un conjunto de pilares fundamentales de una nueva visión evolutiva. Por un lado, se expande en más de 2.000 años la cobertura temporal del proceso evolutivo, se enfatiza el estudio del mundo microbiano (semillero y crisol de

adaptaciones) y se pone en jaque al dogma del ancestro común. En esta nueva biología, la hibridización de linajes y la TGL se yerguen como procesos fundamentales que originan enorme e insospechada variación y transferencia transespecífica de adaptaciones. Esta nueva visión abandona el rampante materialismo darwiniano y apunta a un humanismo científico que devuelva la conexión hombre-naturaleza y la incluya en un diálogo fecundo que rescate lo más noble del espíritu humano. La organización jerárquica de la vida requiere una visión sistémica compleja e inclusiva, que reivindique el diálogo con la naturaleza por sobre un paradigma socioeconómico miope que amenaza con desestabilizar al planeta.

El concepto de naturaleza

El paradigma sintético implica que los seres vivos (incluido el hombre), han llegado a existir por colocalización de dos componentes totalmente independientes. Por un lado están las *mutaciones,* cuya esencia está totalmente desconectada de las circunstancias ambientales; por el otro, el proceso de *tamizado,* en el cual el ambiente simplemente selecciona entre los organismos que le son ofrecidos como productos terminados, sin ninguna potencialidad. Es decir, que se favorece eliminando (Waddington, 1957).

Dada su naturaleza, la selección es un substituto negativo de la teleología. Explica la desaparición, no la aparición de formas; reprime pero no crea. Consecuentemente, sustituye a la teleología como principio rector bajo la condición de que se le ofrezca el material adecuado para que elija. Esto implica que su cometido positivo queda enteramente en manos del juego arbitrario de las desviaciones del modelo. Así, la contingencia se convierte en algo constructivo, forzada a pasar por el cedazo según los criterios establecidos y sin requerir la astucia de la razón. Todo ello redunda en la paradoja del progreso por el infortunio o del ascenso por el azar (Jonas, 2000). Como cualquier influencia del ambiente queda degradada al estado de un simple ruido en el sistema de determinación genética, la integración entre los organismos y su entorno es sin duda incompleta. Consecuentemente, deberíamos corregir los elementos de discontinuidad e integrarlos dentro de un marco de conectividad fundamental.

Esta desarticulada visión de la naturaleza también ha sido fuertemente criticada por Whitehead (1920) al referirse a la *bifurcación de la naturaleza.*

Sus objeciones han tenido tan fuerte influencia epistemológica que muchos humanistas, sean victorianos o del siglo XX, han llamado la atención sobre sus nocivos efectos para con la vida espiritual humana. Esta misma aprehensión la comparte Schrödinger (1964), quien protestó por la ciencia desespiritualizada y sugirió una mirada retrospectiva hacia el humanismo griego integracionista y holista (Smuts, 1926). La simplificación materialista es injustificada porque los organismos y el ambiente no son dos cosas separadas con características propias. Las características fundamentales de los organismos, es decir su forma, se extiende en el tiempo y representa un conjunto de vías alternativas de procesos epigenéticos *homeorrésicos.* La homeorresis hace referencia al flujo de las diferentes aptitudes que determinan un estadio operativo y funcional de un sistema que no es estático en ese estado. En otros términos, esos sistemas no siempre estarán en equilibrio *(e.g.,* la biosfera), diferenciándose del estado homeostático, tomado a veces como sinónimo.

Whitehead (1978) sostiene que la ciencia del siglo XVIII tuvo una manera muy particular de ver la materia e impuso esa noción al describir la naturaleza. Desde entonces se la ha interpretado en términos materiales, como si el materialismo fuese el atributo consustancial de ella misma. Derivado de lo anterior, nos concebimos como perceptores de los atributos de las cosas, de modo que las briznas de materia pasan a ser los atributos percibidos. Pero la naturaleza que está en nuestra aprehensión consciente mantiene dentro de sí misma el verdor de los árboles, el calor del sol, el canto de los pájaros y la suavidad del terciopelo. En cambio la *naturaleza causal* de nuestra toma de conciencia es un sistema conjetural de moléculas y electrones que al afectar la mente nos hace adquirir conciencia de una *naturaleza evidente*. El punto de encuentro de estas dos naturalezas es la mente, cuya esencia causal es de *influjo,* mientras la naturaleza evidente es netamente *efluente*. Por lo tanto, cualquier teoría de la naturaleza que pierda de vista los grandes aspectos de la *experiencia perceptual* está equivocada. Esta conclusión extrema nos sitúa bruscamente frente a la pregunta de si una biología mecanicista puede hacer justicia al fenómeno de la vida (Jonas, 2000) Aun más, la maraña metafísica que la rodea debería desenredarse y una vez depurada recién empezaremos a comprender con una mirada nueva y desprejuiciada la verdadera naturaleza. Solo así se iluminarán muchos conceptos fundamentales que dominan la ciencia y que guían sus programas de investigación científica (Whitehead, 1920, 1967). Entre ellos, considera pernicioso que se siga aseverando e interpretando la evolución como una procesión de formas, cuando en realidad debiera enfocarse en los procesos que las producen (Whitehead, 1929). No es el fulgor lo importante de la gema, sino el diamante en sí.

Naturaleza y ética

No hay acercamiento a la ética que no considere el pensamiento del filósofo Baruch Spinoza, posiblemente el más noble y loable de los grandes filósofos. Aunque pudiese ser intelectualmente superado por otros *(i.e.,* Leibniz), su concepción y desarrollo de la ética es superlativa (Russell, 1945). Su filosofía está dominada por la idea de Dios y su vida estuvo marcada por un desprecio ignominioso. En una cápsula: Leibniz, quien tenía una deuda intelectual con este *judío herético*, se abstuvo cuidadosamente de decir palabra alguna en su favor o reconocer su amistad, cuando aquel fue sometido a proceso.

Spinoza sostiene que en la naturaleza no existen ni el bien ni el mal, porque lo equivocado consiste en desobedecer la ley y la soberanía natural no puede estar equivocada. La naturaleza (así como Dios) no conoce el mal ni está corrompida; no hay nada que debiera conocerse al respecto. Estos opuestos dialécticos fueron impuestos por el cristianismo, no derivados de la naturaleza. Del mismo modo, la maldad surge solamente cuando las parcialidades del universo se consideran como si fuesen autosubsistentes. Como somos todos partes de una naturaleza universal, debemos seguir sus dictados.

La ética de Spinoza tiene que ver con tres aspectos. Primero, uno metafísico, que luego da paso a una psicología de las pasiones, la libertad y el deseo. Finalmente establece una ética totalmente original, basada en su metafísica y psicología. Su sistema metafísico es del tipo instaurado por Parménides, en el sentido de que existe solo una sustancia: *Dios o la Naturaleza*. Por lo tanto, se diferenciaba de Descartes, quien reconocía tres sustancias (Dios, Mente, y Naturaleza). El cartesianismo había generado una visión incoherente con la

naturaleza misma y el fenómeno evolutivo que debe explicar. Era el *logos* detrás del concepto de Dios el que finalmente daba estructura al universo. Para Spinoza, el pensamiento y sus extensiones eran ambos atributos de Dios, que tiene una infinidad de otros atributos porque ninguna cosa finita puede ser autosubsistente.. De ello se deriva que su pensamiento es un panteísmo completo y sin mácula. Pero el panteísmo que describen los biólogos evolutivos en su sesgo de comprensión, es vislumbrado como un desvarío intelectual que escapa a la ciencia. En contraste con lo anterior, la estructura de su pensamiento ético se despliega en un estilo euclidiano, con definiciones, axiomas y teoremas donde cada aspecto de sus silogismos es rigurosamente demostrado por una impecable argumentación deductiva (Russell, 1945).

El hombre es la fuente de toda exigencia o deber que pudiese interpelarlo. Por lo mismo, el constructo mental que ha generado una naturaleza desprovista de espíritu no es más que una libertad antropomorfizada, no una verdad autoevidente. Solo una ética que esté fundamentada en la amplitud del ser y no en la singularidad de un pensamiento determinado (o en la autoridad divina) puede tener relevancia en el universo material. Entonces, si consideramos que la filosofía de la vida comprende la filosofía del organismo y la del espíritu, podría agregarse otra verdad. La filosofía del espíritu incluye en su seno a la ética, de modo que a través de la continuidad del espíritu con el organismo y del organismo con la naturaleza, se convierte en una parte de la filosofía de la naturaleza (Jonas, 2000).

Coda

La cosmovisión newtoniana-cartesiana ha generado una visión incoherente con la naturaleza, al restar al hombre del proceso evolutivo que le corresponde explicar. Entendido así, el modelo mismo es el escollo para la comprensión del proceso evolutivo, pues no se trata de normas sino de condiciones. Lamentablemente, el ardor con que se defiende al darwinismo ha transformado a esa explicación en un culto.

Un sinnúmero de hipótesis sobre el origen de las novedades evolutivas son convenientemente lamarckianas. Históricamente se han formulado así para que los atributos duales de la herencia *(i.e.,* fidelidad y disparidad) sean compatibles con la selección natural. Pero a pesar de ello, el origen y la naturaleza de la macroevolución siguen siendo una barrera insalvable para el neodarwinismo. De allí que las opiniones estén divididas entre quienes sostienen que los cambios macroevolutivos corresponden a microevolución extendida, y quienes proponen que son procesos fundamentalmente diferentes. Consecuentemente, se requeriría otro proceso causal para comprender la macroevolución. Para lidiar con el acertijo macroevolutivo, los extrapolacionistas proponen la extinción de ciertos linajes, de modo que su ausencia produciría brechas fenotípicas. Actualmente, sabemos que las alteraciones en las vías genéticas del desarrollo pueden producir efectos macro fenotípicos en forma abrupta, sin necesidad de recurrir a las macromutaciones. Pero estas alteraciones del desarrollo no son producto de la selección natural sino de la biología molecular. El problema sigue sin solución.

El detallado análisis del darwinismo como sistema axiomático o semánti-

co, sumado a las ácidas y certeras críticas que despertó **El Origen de las Especies,** señala su inadecuación como teoría científica. Adicionalmente, la genómica comparada ha dejado al descubierto la improcedencia de la selección natural para dar cuenta de la esencia dual de la herencia: fidelidad y disparidad morfofuncional. Desde una óptica genética, la hibridización gamética, *sensu lato,* da cuenta de ambos atributos sin necesidad de recurrir a hipótesis *ad hoc.* Si los gametos hibridizantes son genéticamente compatibles, se originan descendientes que mantienen sus semejanzas y nivel de ploidía, pero difieren levemente de sus progenitores. En el caso contrario, se produce duplicación del material genético y la segregación posterior origina desde descendientes intermedios hasta novedades evolutivas indiscutibles.

Nótese que incluso la hibridización dirigida, dentro de un mismo linaje, puede originar fidelidad y nuevos fenotipos, como se aprecia entre los perros. Entre las diferencias detectables destacan el tamaño, el peso, el pelaje, la forma del cráneo, la longitud de las extremidades, etc. Pero además, y a diferencia de sus ancestros caudados, el pastor inglés, el *bulldog* francés e inglés, el pastor australiano, etcétera, nacen sin cola. Esta condición anura heredable señala que la fusión de gametos un tanto diferentes conlleva silenciamiento de los genes *Hox,* que gobiernan el desarrollo del extremo caudal en los bilaterios. Intuitivamente, es factible colegir que las grandes diferencias entre linajes producirán mayores disparidades, como se postula para el origen de las larvas.

Los estudios genómicos han demostrado fehacientemente que las duplicaciones génicas son parte importante del acervo genético de los organismos. Tradicionalmente, se tratan como si representasen un proceso evolutivo *per se,* y no como resultante de un proceso de hibridización que, luego de la fusión nuclear, finaliza con la duplicación del material genético. Ciertamente, algunas duplicaciones génicas pueden originarse por resbalón de la polimerasa; pero las masivas duplicaciones y expansiones genómicas *(i.e.,* genes *Hox,* aldolasas, hormonas, etc), son el resultado de poliploidización, es decir, hibridización de linajes, fusión nuclear y duplicación genómica total. Con el tiempo y debido a ajustes genómicos que le son propios, los poliploides adquieren una estructura y función diploidizada. Esta dinámica genómica se ha acreditado en organismos tan antiguos como las levaduras, reconocidas ahora como paleopoliploides.

La estrategia metonímica usada cuando se habla de *duplicaciones génicas* (en vez de referirse a poliploidización), soslaya consciente o inconscientemente el mecanismo que subyace al fenómeno observado. En efecto, bajo el paradigma neodarwiniano no es políticamente correcto hablar de hibridización. Basado en unos pocos datos y mucha afirmación dogmática, el fenómeno se

ha demonizado como deletéreo, a pesar de que la evidencia vegetal señala lo contrario. Así, la literatura científica describe el resultado como si fuese el proceso causal… y el modelo continúa incólume.

Si la hibridización es causante de la fidelidad microevolutiva y disparidad macroevolutiva, como lo muestra la genómica comparada, la inferencia filogenética basada en ancestría común es un mito, perpetuado por el *statu quo* y no por análisis riguroso de los datos genómicos existentes. La TGL ha mostrado fehacientemente que la tesis de descendencia con modificación es insuficiente, si no errada, para comprender la filogenia. Además, la permeabilidad genómica, detectada en todas las formas de vida, ha cuestionado el consenso respecto a que la evolución es intrínsecamente competitiva y que las adaptaciones se logran por selección natural hegemónica. Los pulsos de poliploidización intercalados entre la herencia vertical diploide determinan que el curso evolutivo tenga un fuerte componente reticulado y que su trayectoria sea convergente y divergente.

Comparativamente, las investigaciones genómicas han señalado que el origen de la complejidad morfofuncional y la autonomía celular se lograron mediante acreción. Es decir, el crecimiento y complejización de los progenotes, que condujo a la formación de células autoperpetuantes, se habría producido por agregación de otras entidades menores. Este acrecimiento solo es posible porque las subunidades no se aniquilan, sino que interactúan, dando origen a unidades mayores.

Así, herido en el flanco, el darwinismo tendrá que dar paso, tarde o temprano, a la alborada de una nueva visión evolutiva y mediante un solo proceso, adecuadamente interpretado, dar cuenta de la constancia y la disparidad biológica existente. Nuestra aspiración más sentida es conocer, buscando ideas que se ajusten a la realidad empírica y la transcriban fielmente.

Apéndices



Glosario

A

Aberración cromosómica: mutación a nivel citogenético. Puede involucrar rearreglos internos tanto numéricos *(e.g.,* 2n+1 ó 2n-1) como estructurales *(e.g.,* translocación, inversión).

Adaptación: componente hereditario del fenotipo que confiere ventaja en la reproducción y sobrevivencia. La adaptación darwiniana es paradójicamente el proceso y también el resultado del proceso que adapta a los organismos a su ambiente.

Aceleración: concepto que involucra diferentes tasas de cambio entre ancestros y descendientes. El desarrollo somático del ancestro se incrementa, pero el gonádico se mantiene invariante. Es lo opuesto a **neotenia.**

Adecuación darwiniana (adecuación biológica o *fitness):* medida de la sobrevivencia relativa y del éxito reproductivo de un individuo o un genotipo.

AFLP: fragmento amplificado con polimorfismo de longitud. Marcador molecular caracterizado por la amplificación (por PCR) de un conjunto específico de fragmentos obtenidos mediante digestión con enzimas de restricción.

Aislamiento geográfico: reducción o prevención del flujo génico entre poblaciones debido a una barrera extrínseca.

Aislamiento reproductivo: atributo poblacional que señala la reducción o prevención del flujo de genes entre poblaciones por diferencias determinadas genéticamente.

Alelo: término acuñado por William Bateson que literalmente significa *forma alternativa*. Corresponde a las distintas alternativas de un gen. Ocupan un mismo *locus* en cromosomas homólogos.

Alopoliploide: organismo con multiplicidad genómica que se origina por fusión de dos o más complementos de cromosomas de diferentes especies.

Analogía: es la similitud superficial entre los organismos. Las analogías no se usan en las reconstrucciones filogenéticas. Véase **homología.**

Aneuploide: organismo con una aberración cromosómica que afecta al número total de cromosomas del genoma, sin llegar a un múltiplo exacto del conjunto haploide *(e.g.,* 2n-1, 2n+2).

Apomorfía: concepto acuñado por la sistemática filogenética (cladismo). Corresponde al estado derivado de un carácter. Ejemplo, el pelo es un carácter apomórfico en todos los mamíferos.

Árbol de la vida: metáfora que supone que la diversidad orgánica deriva de un solo ancestro común. El conocimiento molecular del mundo microbiano ha cuestionado esta creencia, señalando que la base del árbol es comunitaria y anastomizante, mediada por TGL.

Árbol filogenético: representación gráfica de las relaciones ancestro-descendiente entre organismos o secuencias génicas.

Archaea: uno de los tres dominios de la vida. Son un tipo de bacterias anaeróbicas cuyo metabolismo singular se basa en la reducción del CO^2 a metano. Viven en condiciones extremas que otros organismos no soportan. Archaea comprende, además, a las halófitas extremas, las sulfotermófilas y un grupo de especies termofílicas reducidoras de sulfatos.

Atracción de ramas largas: se refiere a un grupo de secuencias que evolucionan más rápidamente que el resto y por lo mismo se agrupan todas juntas. Esta condición a menudo

genera árboles o clados parafiléticos o polifiléticos.

Autoapomorfía: es un carácter derivado (apomorfía) presente solo en un taxón.

Autoorganización: es el principio de emergencia espontánea del orden de la materia a gran escala espacial o temporal. Ocurre en sistemas de componentes relativamente simples que interactúan localmente.

Autopoliploidía: multiplicidad genómica que resulta por duplicación cromosómica cuando se cruzan dos organismos de la misma especie.

B

Bayesiano: rama de la estadística centrada en la probabilidad posterior de las hipótesis. Una probabilidad posterior es proporcional al producto de la probabilidad previa y su verosimilitud.

Bandeo C: técnica que permite diferenciar las regiones cromosómicas heterocromáticas, usualmente reportadas alrededor del centrómero.

Bandeo G: tinción diferencial que permite reconocer los elementos homólogos en el cariotipo. Las bandas se relacionan con regiones ricas en A-T. Usualmente se revelan con tinción de Giemsa (de ahí su nombre).

Barrera de Weismann: metáfora que indica la imposibilidad de que los cambios somáticos se hereden, debido a las diferencias entre somatoplasma y germoplasma.

Biblioteca genómica: genoma total de un organismo, clonado en un vector específico.

Biodiversidad: es una medida de la diversidad de organismos en un área o región determinada. Incluye la variación genética, el endemismo y las propiedades únicas de las especies.

Bootstrap: tipo de análisis estadístico usado para poner a prueba la confiabilidad de ciertas ramas específicas en un árbol filogenético. El *bootstrap* no paramétrico procede por remuestreo de los datos originales, con reemplazo, para crear una serie de muestras *bootstrap* del mismo tamaño que la matriz original de datos. El porcentaje de *bootstrap* en un nodo es la proporción de veces que dicho nodo está presente en el conjunto de árboles construidos con ese nuevo conjunto de datos.

C

Caja CAAT: secuencia altamente conservada que se localiza entre los pares de bases 75 a 80 del extremo 5' del inicio de la transcripción de los genes de eucariontes.

Cajas TATA (o elemento TATA): ver a continuación **Caja Pribnow** para procariontes y **Caja Goldberg-Hogness** para eucariontes.

Caja Goldberg-Hogness: secuencia nucleotídica corta (20 a 30 pares de bases) localizada en el extremo 5´ del inicio de los genes estructurales eucariontes. La secuencia consenso es TATAAAA.

Caja Pribnow: secuencia de 6 pares de bases en el extremo 5´ del sitio de inicio de la transcripción de los genes de los procariontes. La secuencia consenso de esta caja es TATAAT.

Canalización: es la supresión de la variación fenotípica. En el caso de la canalización genética hay insensibilidad frente a las mutaciones, mientras que en la canalización ambiental no hay respuesta frente al ambiente.

Caracteres homólogos: son aquellos que descienden de un ancestro común, aunque hayan sufrido modificaciones.

Cariotipo: complemento cromosómico de una célula u organismo. Se refiere a cromosomas metafásicos ordenados en pares de homólogos de acuerdo a su tamaño y posición del centrómero.

Centrómero: región compleja y especializada de los cromosomas de eucariontes, que representa el punto de unión de los cromosomas al huso durante la división celular. La ubicación del centrómero permite clasificar los cromosomas en telocéntricos, acrocéntricos, submetacéntricos o metacéntricos.

Ciencia: conocimiento racional, sistemático, exacto, verificable y falible. De acuerdo al objeto de estudio, la ciencia se divide en ciencia formal o abstracta *(e.g.,* matemáticas) y ciencia fáctica. A través de la investigación, usando el método científico, se pretende obtener una reconstrucción conceptual del mundo, cada vez más amplia, profunda y exacta.

Citogenética: estudio de la herencia mediante la aplicación de técnicas específicas a los cromosomas.

Clado: concepto desarrollado por la escuela de clasificación filogenética. Se refiere a un conjunto monofilético de ancestros y descendientes, independiente del grado de avance o modificación morfofuncional de los embriones o los adultos. Se opone al concepto de grado, que implica un distinto nivel de especialización.

Cladograma de área: representación gráfica que superpone la distribución geográfica a las relaciones de parentesco de los individuos. Como la historia de la vida es única, debe haber un solo cladograma de área.

Coeficiente de consanguinidad o de endogamia *(F):* se refiere a la probabilidad de que dos alelos de un *locus* sean idénticos porque descienden de progenitores emparentados que comparten al menos un ancestro común. También se define como la probabilidad de que un individuo sea autocigoto.

Coeficiente de selección *(s):* medida cuantitativa de la intensidad de la selección; corresponde a la reducción proporcional en la contribución gamética de un genotipo particular, comparado con el genotipo *estándar.*

Colinearidad: en biología del desarrollo, es la relación existente entre la disposición lineal de los genes y su expresión en el organismo. Los primeros genes *Hox* en transcribirse son los que se expresan en la parte anterior del embrión. Los últimos en transcribirse se expresan caudalmente. En biología molecular se denomina colinearidad a la correspondencia que existe entre los nucleótidos del ARNm y los polipéptidos producidos por la traducción.

Convergencia: es un tipo de similitud debido a la presencia de un rasgo apomórfico en dos linajes independientes. Por lo tanto, no está presente en el taxón ancestral.

Cosmopolita: que se encuentra en todos los continentes.

CRISPR-Cas: forma común de defensa inmunitaria de las bacterias y arqueas, contra los fagos. Es un mecanismo de reconocimiento que diferencia lo propio de lo ajeno, análogo al mecanismo de los ARNi. Emplea los transcritos procesados de esos espaciadores para guiar a los ARN en el clivaje de secuencias afines, pero foráneas, sean de ADN o ARN.

Cromatina: complejo de ADN, proteínas histónicas y no histónicas, y ARN, que forman a los cromosomas. Su remodelamiento está íntimamente relacionado con la transcripción de genes.

Cromosoma: molécula de ADN unida a proteínas y ARN. Los cromosomas eucariontes se organizan en nucleosomas que forman superenrrollamientos hasta formar las fibras de cromatina que los componen. El cromosoma procarionte es circular y no posee centrómero.

Cromosomas sexuales: cromosomas implicados en la determinación del sexo. En los mamíferos, corresponden generalmente a los cromosomas X e Y.

Cuello de botella: caída brusca del número de individuos de una población. Produce pérdida de la variación genética.

D

Deducción: proceso lógico que lleva a formular hipótesis a partir de ideas generales. Las predicciones de las hipótesis se contrastan y, de dicho proceso, se obtiene nuevo conocimiento.

Dato: un trozo o pieza de información. Los datos apoyan o contradicen una hipótesis científica.

De novo: aparición recurrente de una mutación a nivel poblacional, sin haberse heredado de los ancestros.

Deriva continental: desplazamiento de la corteza terrestre debido a la dinámica de las placas geológicas del fondo marino. Propuesta por Alfred Wegener, a principios del siglo XX.

Deriva génica: variación aleatoria de las frecuencias génicas entre generaciones, atribuibles a errores de muestreo. Corresponde a la desviación estándar de la frecuencia alélica. Por lo tanto, su efecto es mayor en las poblaciones pequeñas.

Deriva molecular: proceso por el cual las mutaciones se pueden diseminar poblacionalmente a través de una mutación de copia única o de una familia multigénica, como consecuencia de una variedad de mecanismos de transferencia no recíproca del ADN dentro y entre cromosomas.

Disjunta: distribución fragmentada de una especie.

Dogma central: flujo de información genética de ADN a ADN (replicación), de ADN a ARN (transcripción) y de ARN a polipéptidos (traducción).

Dominancia nucleolar: silenciamiento de la región organizadora del nucléolo (NOR) de una de ambas especies parentales, que se observa en los híbridos interespecíficos y alopoliploides. Se desconoce el origen del mecanismo regulatorio, pero obedecería a ajustes homeostáticos funcionales luego de la fusión de dos genomas diferentes.

Duplicación genómica: proceso de duplicación del material genético de un individuo. Es mayoritariamente una consecuencia de la poliploidía. Contrasta con la *duplicación génica,* que es la presencia de dos copias de un gen, a partir de uno solo.

E

Ecotipo: este concepto, usado en botánica, designa la variante fenotípica de una especie que se asocia con un tipo particular de hábitat. A veces coincide con el concepto de subespecie.

Efecto fundador: establecimiento de una nueva población por un solo (o unos pocos) individuo(s). El evento fundador origina un severo efecto de deriva porque los fundadores llevan solo una fracción de la variación genética existente en la población parental.

Emergencia: es una categoría ontológica que se refiere al origen de novedades cualitativamente diferentes, como la formación de un árbol a partir de una semilla. Son novedades cualitativas que constituyen una propiedad de los sistemas biológicos.

Endémico: organismos que se encuentran solamente en una región.

Epigenética: cambios heredables en la expresión génica que no involucran cambios en la secuencia génica. Ocurren por alteración estructural de la heterocromatina, como la metilación del ADN, que produce silenciamiento génico. También puede ocurrir por modificaciones de las proteínas histónicas y no histónicas.

Endosimbiosis: proceso de formación de endosimbiontes de origen cianobacteriano, que se integraron en el huésped y eventualmente se transformaron en plastidios que aun tienen su propio ADN como testimonio de su origen

Epistemología: es el estudio filosófico de la cognición y su producto, el conocimiento. Esta rama de la filosofía estudia la forma y los límites del conocimiento.

Equilibrios intermitentes: teoría del cambio sincopado de la morfología en el tiempo. El concepto fue acuñado por S.J. Gould y N. Eldredge, para señalar que la *stasis* (invarianza morfológica en el tiempo) se ve interrumpida por cambios rápidos (en tiempo geológico) que ocurren durante la especiación.

Error sistemático: error en las estimaciones filogenéticas debido a limitaciones en el método de reconstrucción que dé cuenta de las propiedades de los datos.

Especiación: proceso de formación de nuevas especies de organismos.

Especiación alopátrica: proceso de especiación producido por aislamiento geográfico y consecuente diferenciación genética entre poblaciones.

Especie biológica: grupo de poblaciones naturales que se entrecruzan y que están aisladas reproductivamente de otros grupos de poblaciones.

Especies en anillo: grupo de poblaciones contiguas, conectadas por clinas. Constituyen una cadena de subespecies o razas que se entrecruzan a lo largo de gradientes geográficas. Algunas poblaciones al extremo del anillo están aisladas reproductivamente entre sí, mientras otras son interfértiles.

Especies hermanas: especies estrechamente relacionadas filogenéticamente, derivadas de un ancestro común inmediato.

Especie politípica: especie geográficamente variable, usualmente formada por varias subespecies.

Ética: rama de la filosofía dedicada a las cuestiones morales, como el conjunto de costumbres y normas que dirigen o valoran el comportamiento humano en una comunidad.

Eucariontes: organismos con células diferenciadas en núcleo y citoplasma. Su origen se debe a fusión genómica entre distintos tipos de procariontes. Poseen organelos membranosos (mitocondrias y cloroplastos) que en el pasado fueron organismos de vida libre, incorporados por endosimbiosis.

Eucromatina: regiones cromosómicas que se tiñen débilmente. Se encuentran relativamente desespiralizadas durante la interfase del ciclo celular, pero se condensan durante la mitosis.

Evo-Devo: abreviatura de Biología Evolutiva del Desarrollo, una amalgama reciente que enfatiza el rol de la ontogenia como proceso fundamental en la concepción evolutiva actual.

Evolución: fenómeno biológico que origina organismos a partir de otros preexistentes. La evolución es un hecho sin discusión científica. Las disputas se centran en las interpretaciones de cómo se produjo y procede el proceso evolutivo. Para los neodarwinianos equivale a *descendencia con modificación,* una ideología muy controvertida en la actualidad.

Evolución filética: transformación gradual de una especie en otra a medida que pasa el tiempo. A diferencia de la cladogénesis, este tipo de evolución no incrementa el número de especies.

Evolución concertada: este fenómeno se produce cuando hay más similitud entre las copias parálogas de genes duplicados, que entre dos copias ortólogas. Considerando que las copias ortólogas se han originado por duplicación génica, se esperaría que fuesen más similares entre sí.

Exaptación: devenir evolutivo de un rasgo adaptativo que en el tiempo adopta otra función. *E.g.,* las plumas de las aves surgieron como una novedad que servía para la termorregulación y luego sirvieron para el vuelo.

Explicación: descripción de un mecanismo causal.

F

Familias multigénicas: conjuntos de genes cuyos exones están relacionados. Se forman por

duplicación y posterior diferenciación de algún gen ancestral mediante conversión génica, *crossing-over* desigual, transposición, resbalón de la replicación, etc. Entre las familias génicas se incluyen todos los ARN funcionalmente importantes involucrados en el empalme génico,el procesamiento del ARN y la maquinaria traduccional. Las copias duplicadas dentro de una familia génica se llaman *parálogas.*

Fecundidad: es la capacidad de producir gametos fértiles, estimados por su cantidad; particularmente, se refiere a los huevos que deposita una hembra.

Fenómeno: percepción de un hecho, a diferencia del hecho mismo.

Fertilidad: es el potencial reproductivo de un individuo o población, estimado por su capacidad para producir descendencia viable.

Fenotipo: propiedades observables de un organismo, modificables por el medio ambiente.

Filogeografía: disciplina de estudio que usa la información genética para establecer la conexión histórica con el área de distribución de las especies.

Fitogeografía: ciencia que estudia los patrones y procesos que explican la distribución de las plantas.

Fitness: es el valor de sobrevivencia y la capacidad reproductiva de un genotipo dado, cuando se le compara con el promedio poblacional de otros genotipos de la población. Véase **adecuación.**

Fósil: cualquier remanente preservado o impresión de un organismo que vivió en el pasado.

Flujo génico: intercambio de genes (en una o ambas direcciones) entre dos o más poblaciones, debido a apareamientos entre los organismos.

G

Gen: unidad física fundamental de la herencia, cuya existencia puede confirmarse por las variantes alélicas que ocupan un mismo *locus* cromosómico. Por extensión, se denomina a una secuencia de ADN que codifica para un polipéptido sencillo.

Genes homeóticos: son genes del desarrollo que se caracterizan por codificar para un dominio proteico de unión al ADN (homeodominio) de 180 nucleótidos, llamado *caja homeótica.*

Genes redundantes: secuencias de genes presentes en más de una copia por genoma haploide *(e.g.,* genes del ARNr).

Genes reguladores: genes involucrados en la activación ó inhibición de la transcripción de genes estructurales.

Genes reporteros: genes cuyo producto es fácilmente detectable. *E.g.,* cloramfenicol transacetilasa.

Genoma: contenido total de material genético de una célula u organismo. Incluye el material genético nuclear y citoplasmático.

Genotipo: constitución genética de un organismo. Generalmente no es observable a nivel del organismo vivo.

Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA): intercambio faunístico entre Sudamérica y Norteamérica, que se inicia con el levantamiento del geosinclinal de Bolívar y la consecuente formación del Istmo de Panamá hace seis millones de años.

H

Haploide: número de cromosomas presentes en los gametos; se simboliza por **n.** Los individuos diploides se representan por 2n.

Haplotipo: conjunto de alelos de *loci* estrechamente ligados y que generalmente se heredan

como una unidad. En general, alude a los marcadores mitocondriales o cloroplásticos.

Hardy-Weinberg (principio de): es una extensión de las leyes mendelianas, que describe las frecuencias de alelos y de genotipos para poblaciones en equilibrio génico.

Herencia adquirida: hipótesis sostenida por Lamarck respecto del uso y desuso de los órganos. El uso conduce a su desarrollo, mientras el desuso produce su desaparición.

Heterocromatina: cromatina condensada que se tiñe en núcleos interfásicos, de replicación tardía. Se postula que no posee genes estructurales.

Heterocronía: cambios en la tasa o en el tiempo en que los eventos del desarrollo dan origen al fenotipo del adulto. La tasa de crecimiento diferencial de distintas partes de un organismo origina las relaciones alométricas entre ellas.

Heterotaquia: es la variación de la tasa evolutiva en un punto determinado de una molécula, a través del tiempo. Es responsable de la atracción de las ramas largas en los análisis filogenéticos.

Heterotopía: cambios en la posición topológica en que se expresa un carácter durante el desarrollo.

Heurístico: método de inferencia basado en tentativas aproximadas o simplificaciones que limitan el espacio de los parámetros por los cuales se busca una solución. Esta aproximación no garantiza que se encuentre la respuesta correcta.

Hibridización: proceso genético eficaz que incrementa sustancialmente la variación, la diversidad morfológica y el tamaño del genoma, debido a la fusión de los genomas de especies o linajes supraespecíficos intervinientes.

Hibridización *in situ:* técnica para la localización citológica de secuencias de ADN complementarias de otra secuencia determinada. La hibridización también se puede realizar en un filtro o en solución.

Híbrido: es un término definido laxamente para referirse a la descendencia que resulta del cruzamiento entre poblaciones genéticamente didiferenciadas. Por extensión se les llama así a los genotipos con combinaciones alélicas diferentes (Pp es *híbrido*, producido por el apareamiento de los genotipos PP x pp).

Hipermorfosis: es el desarrollo de un carácter que, en los descendientes, continúa más allá del punto del desarrollo en que se detiene en los ancestros, pero manteniendo la misma tasa ontogenética. No obstante, la madurez sexual está retrasada y el crecimiento somático se extiende por más tiempo en el descendiente. *E.g.,* desarrollo cerebral entre humanos y chimpancés. Es opuesto a la **progenésis.**

Hipótesis: formulación teórica de un fenómeno observado que puede ser puesta a prueba mediante la aplicación del método científico. Es decir, factible de ser probada (hipótesis empírica). Una hipótesis no empírica, por definición no puede ser probada y por lo tanto no pertenece al dominio de la ciencia *(e.g.,* hipótesis creacionistas).

Hipotético-deductivo: método de análisis científico que se basa en la formulación de una hipótesis factible de ser puesta a prueba experimentalmente (hipotético). Si el resultado empírico es consistente con la formulación inicial, se acepta la hipótesis. En caso contrario, se rechaza y se debe formular una nueva hipótesis (deductivo).

Homeobox: secuencia consenso de aproximadamente 180 nucleótidos que codifican una secuencia de 60 aminoácidos llamada *homeodominio,* que es una proteína de unión al ADN y actúa como factor transcripcional de genes del desarrollo.

Holobionte: concepto que señala que los animales no deberían ser considerados individuos usando criterios anatómicos, fisiológicos o del desarrollo. Existe una gran diversidad de simbiontes que le permiten al animal completar sus vías metabólicas y ejecutar otras funciones fisiológicas imposibles de lograr por sí solos.

Homología: concepto crucial del neodarwinismo, usado para sostener las transformaciones

evolutivas que explican la evolución por ancestría común. El análisis de los caracteres, para establecer homologías, es la base de la sistemática biológica clásica. Dos caracteres son homólogos si comparten un ancestro común inmediato.

Homoplastía: se refiere a que dos estados idénticos de un carácter (como una misma sustitución nucleotídica del ADN) pueden no resultar independientemente en diferentes ancestros, debido a mutaciones convergentes.

Humanismo: movimiento intelectual que rompe con las tradiciones escolásticas medievales y exalta las cualidades más excelsas de la naturaleza humana. Su objetivo es descubrir la naturaleza humana y darle un sentido racional a la vida.

I, J, K, L

***Imprinting* (impronta):** fenómeno epigenético que determina la expresión solo del alelo materno (o paterno) de un gen determinado. Usualmente, el alelo silenciado está metilado.

Inconsistencia: un método de reconstrucción filogenética es estadísticamente inconsistente si converge hacia una solución incorrecta, pero cuya veracidad aumenta a medida que se analizan más datos.

Inducción: proceso lógico que, para llegar a formulaciones generales, avanza desde casuísticas individuales. Se opone a la **deducción.**

Introgresión génica: es la incorporación de genes, desde una población genéticamente diferenciada, en el genoma de otra. La hibridizacion introgresiva es muy común en los casos de poliploidía en plantas.

Intrón: clásicamente, es un segmento de ADN dentro de un gen eucarionte, el que se transcribe pero es eliminado del transcripto primario mediante una modificación post transcripcional *(splicing).* Por efecto de un empalme alternativo, un intrón determinado puede ser parte de la secuencia informacional del ARNm funcional. También los intrones se han descrito para algunos genes procariontes.

Kilobase (Kb): unidad de longitud de ácidos nucleicos igual a 1.000 nucleótidos. Se abrevia como **kb** para ácidos nucleicos de hebra simple y **kbp** para ácidos nucleicos de doble hebra.

Ley biogenética: propone que la ontogenia es un reflejo fiel de la filogenia y que, por lo tanto, la crea.

M

Macroevolución: es la suma de los procesos que explican las transiciones evolutivas (y los estados de los caracteres) que sirven para diagnosticar las diferencias entre las categorías taxonómicas superiores.

Mecanicismo: cosmovisión circunscrita a causalidad unidireccional y determinista, aplicable en términos de la causa material (átomos, moléculas) y eficiente (energía y fuerzas motrices) de Aristóteles.

Mecanismo: la totalidad de los procesos que hacen funcionar un sistema. Tal es el caso del metabolismo de los seres vivos.

Metilación de ADN: adición de grupos metilo al ADN. Generalmente asociado con la inactivación de genes.

Método: un procedimiento estandarizado para hacer algo específico.

Método de consenso: resumen de un grupo de árboles en los cuales se colapsan (unen) las ramas que no están en la mayoría de ellos. Es una forma de indicar incertidumbre filogenética.

Monofilia: un taxón es monofilético si incluye a todas las especies que se han derivado desde

su ancestro común más inmediato.

Mutación: cambio hereditario en el material genético.

Mutación espontánea: mutación no inducida por agente mutagénico. Ver **de novo.**

Mutación homeótica: mutación que afecta a genes que determinan la formación de órganos específicos. Su efecto altera la diferenciación y se forma otra estructura. *E.g., Antennapedia,* que origina la aparición de patas en la cabeza de *Drosophila.*

Mutación neutra: mutación que no presenta un significado adaptativo o efecto fenotípico inmediato.

Mutante: organismo o célula portadora de una mutación; alelo alterado con una función diferente al normal.

N

Neodarwinismo: concepción post-darwiniana que amalgamó las ideas de Darwin con la genética poblacional, la sistemática biológica, la paleontología y la biogeografía. También es conocido como Síntesis Moderna.

Neofuncionalización: destino de un gen duplicado que mediante divergencia origina un nuevo rol fisiológico o especialización de la función previa.

Neotenia: en relación al ancestro, la madurez somática se retrasa mientras la madurez sexual se mantiene invariante en el descendiente. Esta menor tasa de desarrollo determina una juvenilización del fenotipo del adulto, que es más parecido a las etapas juveniles del ancestro.

Nodos: representan unidades taxonómicas en los árboles filogenéticos. Los nodos internos o ramas se refieren a los ancestros hipotéticos, mientras que los nodos terminales u hojas, generalmente corresponden a las especies vivientes.

NOR o Región Organizadora del Nucléolo: región cromosómica que contiene los genes de ARNr.

Novedad evolutiva: morfológicamente, una novedad es un diseño, elemento o plan corporal que carece de una contrapartida homóloga en la especie ancestral. No es una variación fenotípica cuantitativa, como las transformaciones de las extremidades anteriores de los mamíferos.

O, P

Origen híbrido de las larvas: proposición que sostiene que las larvas de equinodermos, ascidias, bivalvos y gastrópodos se originaron por hibridización de linajes diferenciados. Si las larvas y sus adultos hubiesen evolucionado del mismo acervo genético, sus clasificaciones debieran ser compatibles, pero no lo son.

Ortología: es un tipo de homología. En las familias génicas dos secuencias nucleotídicas (o genes) son ortólogas porque comparten un ancestro común y se originaron por duplicación.

Pangénesis: antigua teoría del desarrollo que postulaba la existencia de pangenes, pequeñas partículas presentes en todo el cuerpo. Los pangenes se concentraban en los gametos, pasando así las características de una generación a otra mediante herencia mezclada.

Pangenoma: repertorio genético y contenido de ADN de una especie bacteriana que se caracteriza por ser mucho mayor que el de cada cepa. La variación genética, la diferenciación genómica y los polimorfismos nucleotídicos entre las cepas les confiere un mayor abanico adaptativo.

Paradigma evolutivo clásico: también llamado Neodarwinismo, privilegia la observación objetiva externalista, enfatiza el equilibrio, el determinismo, la gradualidad del cambio

en los ajustes a corto plazo, los mejoramientos adaptativos y la estabilidad estructural.

Paradoja del valor C: corresponde a la falta de asociación entre el tamaño del genoma y la complejidad morfofisiológica del organismo.

Parafilia: situación que se produce cuando un clado no contiene todos los taxa independientes que se derivan de un ancestro común. Para los cladistas, toda clasificación que forme grupos parafiléticos no es natural.

Paralogía: dos secuencias son parálogas si su origen es por especiación.

Parsimonia: método filogenético que privilegia la elección del árbol con el menor número de mutaciones posibles que pueda explicar los datos.

PCR: reacción en cadena de la polimerasa. Método que permite amplificar segmentos de ADN *in vitro.*

Pebas: gran planicie inundada, con lagos someros y pantanos, que se formó en el oeste del Amazonas hace unos 3,5 Ma. Aquí proliferaban moluscos y artrópodos endémicos. Pebas se parecía al actual pantanal del Sur amazónico.

Pedomorfosis: reducción de la tasa de desarrollo de ciertos rasgos que finalmente producen un descendiente adulto que mantiene características juveniles. Si el desarrollo se interrumpe tempranamente, se produce progénesis. Si hay reducción relativa en la tasa de desarrollo de un rasgo respecto de otro, el fenómeno se denomina **neotenia.**

Peramorfosis: aumento de la tasa de desarrollo de un rasgo. Como resultado, el descendiente adulto tiene rasgos exagerados. La extensión de la fase de crecimiento produce **hipermorfosis.**

Percepción mayoritaria: forma de comunicación bacteriana que regula la expresión génica de acuerdo a la densidad poblacional. Requiere de moléculas señalizadoras que coordinen y difundan la información. El fenómeno incluye la producción de metabolitos secundarios, la motilidad, la simbiosis, la formación de nódulos, la tranferencia de plásmidos de conjugación, la maduración de los biofilms y la virulencia.

Plesiomorfía: según la sistemática filogenética, corresponde a la condición ancestral de un carácter.

Población: conjunto de individuos que comparten el mismo acervo genético.

Poblaciones alopátricas: las que ocupan áreas geográficas disjuntas.

Poblaciones parapátricas: las que ocupan áreas geográficas adyacentes que se tocan en los bordes.

Poblaciones simpátricas: las que ocupan una misma área geográfica.

Polimorfismo balanceado: situación en que la selección divergente puede mantener estables las frecuencias alélicas de dos o más formas fenotípicas dentro de una población. Se pueden mantener por ventaja selectiva del genotipo heterocigoto (por sobre los homocigotos) o por selección diversificante.

Poliploidía: proceso por el cual una célula u organismo contiene más de dos conjuntos de cromosomas.

Postdesplazamiento: ocurre cuando el rasgo comienza su desarrollo mucho más tardíamente que en el linaje ancestral.

***Post hoc* (= a consecuencia de esto):** transgresión lógica conocida como correlación coincidente o causalidad falsa. Afirma o presume que si un acontecimiento sucede después de otro, el segundo es consecuencia del primero. La conclusión *post hoc* se apoya en la consecuencia para inferir las causas.

Predesplazamiento: es la iniciación temprana del desarrollo de ciertos caracteres, en relación al ancestro. Como la duración del crecimiento es la misma en el descendiente, los rasgos predesplazados muestran mayor desarrollo. Es lo opuesto al postdesplazamiento.

Preformismo: teoría que sostenía que cada parte del cuerpo formaba copias microscópicas

de sí mismo (gémulas) que viajaban por el torrente sanguíneo para ensamblarse en las gónadas.

Probabilidad previa: la probabilidad de una hipótesis o valor de un parámetro sin referencia a los datos disponibles. La probabilidad previa se puede derivar de principios iniciales o del conocimiento de experimentos previos.

Probabilidad bayesiana posterior: señala la factibilidad de que un nodo particular del árbol sea correcto, condicionado a que los datos y el modelo usado en el análisis sean correctos.

Proceso: cambio de estado no instantáneo (o secuencia de estados) de una cosa.

Progénesis: desarrollo de un carácter que en los descendientes se detiene antes que en los ancestros. Es una forma rápida de producir un organismo de aspecto juvenil, pero sexualmente maduro por aceleramiento de la madurez sexual. Como resultado el fenotipo sufre miniaturización.

Prueba: es un conjunto de datos pertinentes en relación a una hipótesis determinada.

Q, R

Radiación adaptativa: diversificación evolutiva de un grupo de organismos (o de una misma línea filética) que conduce en corto plazo a la formación de una variedad de *tipos* a partir de la especie ancestral. Estos tipos están adaptados a diferentes condiciones ambientales. La divergencia hacia diferentes nichos se logra por cambios multidireccionales en sus adaptaciones. La radiación adaptativa a menudo es gatillada por extinción, por eventos de colonización y por innovaciones morfológicas.

Raíz: en un árbol filogenético, representa el ancestro común de todos los taxa allí representados. La posición de la raíz a menudo se establece usando uno o varios taxa externos que ayudan a determinar el orden de la evolución del grupo o taxa de interés.

Raza: es un término vago, a veces equivalente a la subespecie y a veces referido a las formas que muestran polimorfismo genético dentro de la población.

Reducción: operación conceptual a través de la cual se afirma o se muestra que un elemento, A, es idéntico a otro, B, o que está incluido en este.

Reduccionismo: cosmovisión ligada al mecanicismo. Busca entender el universo a partir de sus elementos constitutivos *(i.e.,* explicar los organismos en base a las células, las células en base a las macromoléculas, las macromoléculas en base a los átomos, etc.). Es un método de análisis muy usado por la biología molecular. Se opone al holismo, cosmovisión integradora que estudia los fenómenos como un todo, sin fraccionarlos en sus componentes.

Reloj Molecular: proposición derivada de la evolución molecular. Sostiene la igualdad de las tasas de transformaciones de las macromoléculas en el tiempo. Como se estima que las sustituciones son selectivamente neutras o casi neutras, se utiliza para la reconstrucción cronológica de los eventos evolutivos del planeta.

Reversión: la readquisición independiente de un estado de carácter ancestral en un linaje evolutivo dado.

Rodinia (tierra madre): nombre de un continente hipotético formado por las masas terrestres conocidas. Habría existido entre 1.100 y 750 Ma atrás (Neo-Proterozoico) y se habría formado luego de la disgregación de un supercontinente aun más antiguo, Columbia, formado hace alrededor de 2.000 Ma.

S

Selección natural: es una medida estadística de la diferencia en la sobrevivencia o reproduc-

ción entre entidades que se diferencian en una o más características. La selección es causa y consecuencia de la sobrevivencia y reproducción diferencial.

Semiespecies: grupos de poblaciones genéticamente diferenciados que están casi totalmente aisladas reproductivamente.

Seudogen: gen inactivo, derivado por mutación de un gen activo. Es un componente estable en el genoma, especialmente de los eucariontes.

Singamia: fusión de dos pronúcleos gaméticos para formar organismos multicelulares, diploides o en distintas combinaciones de poliploides. El fenómeno combina fusiones/divisiones ecuacionales o reduccionales y aparece en las Archaea, el dominio más cercano al nuestro, en la base del árbol de la vida.

Simbiogénesis: concepto acuñado por K. Merezhkovsky, en 1909, para referirse a la fusión de dos formas de vida diferentes, en una nueva especie, células, tejidos, u órganos.

Simplesiomorfía: concepto que señala la presencia compartida de un rasgo ancestral entre taxa próximos. Este tipo de similitud no es útil para construir filogenias.

Sinapomorfía: es la congruencia única de un carácter apomórfico (derivado) en múltiples taxa.

Sintenia: presencia de dos o más pares de genes ortólogos en un solo cromosoma, en dos especies. Presencia de regiones cromosómicas conservadas entre diferentes especies.

Síntesis moderna: ver **neodarwinismo.**

Sistema: es un objeto complejo cuyos componentes se encuentran unidos por fuertes vínculos (lógicos, físicos, biológicos, sociales). Poseen propiedades globales (emergentes) que no están presentes en sus elementos constitutivos.

Sistemática: disciplina biológica que estudia la diversidad de la vida y organiza dicho conocimiento mediante estimación de las relaciones filogenéticas entre los organismos.

Subespecie: término taxonómico para las especies que se distinguen por una o más característica y a las cuales se les ha dado reconocimiento subespecífico. No existe un criterio objetivo que especifique cuántas diferencias interpoblacionales deben existir para designarlas como especies. A menudo son grupos de formas alopátricas estrechamente relacionadas, diferenciadas geográficamente o morfológicamente.

T

Tamaño poblacional efectivo (Ne): en una población, número de individuos que tienen igual probabilidad de contribuir con gametos a la próxima generación. Corresponde al número de individuos en una población ideal (es decir, en equilibrio de Hardy-Weinberg) que perderá su variabilidad genética a la misma tasa que lo haría una población no ideal, compuesta de N individuos.

Tándem: disposición serial del material genético, cuyos elementos están ordenados uno tras otro.

Taxonomía: disciplina que se preocupa de las reglas nomenclaturales y la jerarquía que le corresponde a los taxa dentro del sistema linneano de clasificación.

Telomerasa: enzima que agrega secuencias cortas repetidas de ADN en los extremos de los cromosomas eucariontes.

Teoría: las teorías son constructos hipotético-deductivos estructurados mediante un sistema organizado de hipótesis con diferente grado de corroboración, que dan cuenta de fenómenos o de un conjunto de problemas generales de la realidad empírica.

Teoría científica: conjunto de hipótesis, principios y leyes interconectados, que permite explicar fenómenos amplios. Las leyes de Mendel, el principio de HardyWeinberg, la hipótesis del reloj molecular, etc. están interrelacionados y son parte de la Teoría de la Evolución.

Transferencia lateral de genes (TGL): transferencia de material genético entre dos organismos que usualmente pertenecen a especies distintas, por lo cual no rigen las vías hereditarias verticales entre progenitores y progenie.

Transición: una mutación entre dos purinas (A–G) o dos pirimidinas (T–C).

Translocación recíproca: aberración cromosómica que involucra el intercambio de fragmentos cromosómicos entre dos cromosomas no homólogos. Para que ocurra, se debe producir una fractura en cada uno de los homólogos. La traslocación será recíproca si ambos elementos intercambian material genético.

Transversión: mutación que produce cambio de una pirimidina por una purina (A–G, A–T, G–C, o G–T).

Triploidía: se refiere a la existencia de tres conjuntos de cromosomas. La célula por lo tanto es 3n.

U, V

Uniformismo: forma de pensamiento que propone que los cambios acontecidos en el pasado fueron del mismo tenor que los del presente. Se opone a la idea de catastrofismo.

Valor C: contenido haploide de ADN presente en el genoma. Se expresa en picogramos de ADN.

Verosimilitud: representa la probabilidad de que los datos se ajusten al modelo y la hipótesis de reconstrucción del árbol. La verosimilitud mide el ajuste entre las predicciones del modelo y las derivadas de la hipótesis.

Vicarianza: escuela de biogeografía histórica. Sostiene que la diferenciación de las especies se explica por fraccionamiento del rango de distribución debido a una barrera.

Vigor híbrido: ver **heterosis.**

Vitalismo: cosmovisión que concibe al universo como una totalidad en flujo y movimiento perpetuo. La causalidad se entiende como una relación compleja que incluye las cuatro causas aristotélicas (material, eficiente, formal y final). La causa formal equivale al plan organizacional; la causa final es la razón para la existencia de una determinada estructura o entidad. Ver **mecanicismo.**

W, X, Y, Z

YAC *(yeast artificial chromosome):* vector de clonamiento en la forma de un cromosoma artificial de levadura. Se construyen utilizando elementos cromosómicos que incluyen telómeros, centrómeros, origen de replicación y genes marcadores de levadura. Se utilizan para clonar largas secuencias de ADN de eucariontes.

Zona híbrida: es una región donde se originan individuos de ancestría mezclada, debido al contacto entre poblaciones genéticamente diferenciadas. Existen zonas de hibridizacion primaria y de contacto secundario.

Literatura citada

ABBY, S.S., E. TANNIER, M. GUY, and V. DAUBIN. 2012. Lateral transfer as a support for the tree of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA,* 109: 4962-4967.

ACKERMANN, R.R., A. MACKAY and M. ARNOLD. 2016. The hybrid origin of «modern» humans. *Evolutionary Biology,* 43: 1-11.

ALBERS, S.V., P. FORTERRE, D. PRANGISHVILI and C. SCHLEPER. 2013. The legacy of Carl Woese and Wolfram Zillig: from phylogeny to landmark discoveries. *Nature Reviews Microbiology,* 11: 713-719.

ALBERT, T., J. WELLS, J.O. FUNK, A. PULLNER, E.E RASCHKE, *et al.* 2001. The chromatin structure of the dual C-MYC promoter P1/P2 is regulated by separate elements. *Journal of Biological Chemistry,* 27: 20482-20490.

ALBERTIN, C.B., O. SIMAKOV, T. MITROS, Z.Y. WANG, J.R. PUNGOR, *et al.* 2015. The *Octopus* genome and the evolution of cephalopod neural and morphological novelties. *Nature,* 524: 220-224.

ALCAIDE, M., E.S.C. SCORDATO, T.D. PRICE and D.E. IRVIN. 2014. Genomic divergence in a ring species complex. *Nature,* 511: 83-88.

ALCOCK, F., A. CLEMENTS, CH. WEBB and T. LITHGOW. 2010. Tinkering inside the organelle. *Science,* 327: 649.

ALLEN, J.A. 2013. Alfred Russel Wallace (1823-1913). *Biological Journal of the Linnean Society,* 108: 1-2.

ALLEN, J.F., and W. MARTIN. 2007. Out of thin air. *Nature,* 445: 610-612.

ÁLVAREZ, I. and J.F. WENDEL. 2003. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution,* 29: 417-434.

ÁLVAREZ, L.W., W. ÁLVAREZ, F. ASARO, and H.V. MICHEL. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Terciary extinction. *Science,* 208: 1095-1108.

ÁLVAREZ-PONCE, D. P. LÓPEZ, E. BAPTESTE and J.O. MCINERNEY. 2013. Gene similarity networks provide tools for understanding eukaryote origins and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA,* E1594-E1603.

AL-ZAHRANI, A. 2008. Darwin´s metaphors revisited: conceptual metaphors, conceptual blends, and idealized cognitive models in the theory of evolution. *Metaphor and Symbol,* 23: 50-82.

AMBORELLA GENOME PROJECT. 2013. The Amborella genome and the evolution of flowering plants. *Science,* 342: 1241089.

AMORES, A., A. FORCE, Y.L. YAN, L. JOLY, C. AMAMIYA, A. FRITZ, R.K. HO, *et al.* 1998. Zebrafish *Hox* clusters and vertebrate genome evolution. *Science,* 282: 1711-1714.

AMUNDSON, R. 2005. **The changing role of the embryo in evolutionary thought: roots of EvoDevo.** Cambridge University Press, Cambridge.

ANDER-EGG, E. 1996. **Acerca del pensar científico.** Gráfica Díaz, Alicante.

ANDERSEN, A. A. and B. PANNING. 2003. Epigenetic gene regulation by noncoding RNAs. *Current Opinion in Cell Biology,* 15: 281-289.

ANDRADE, E. 2009. **La ontogenia del pensamiento evolutivo.** Editorial Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

ANGERS B., GHARBI K., and A. ESTOUP. 2002. Evidence of gene conversion events between paralogous sequences produced by tetraploidization in Salmoninae fish. *Journal of Molecular Evolution,* 54: 501-510.

ANTOINE, P.O., L. MARIVAUX, D.A. CROFT, G. BILLET, M. GANEROD, *et al.* 2012. Middle Eocene rodents from Peruvian Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography. *Proceedings of the Royal Society* B, 279: 1319-1326.

APARICIO, S. *et al.* 2002. Whole-genome shotgun assembly and analysis of the genome of *Fugu rubripes. Science* 297, 1301–1310.

ARANA, J. 1998. Erwin Schrödinger, filósofo de la biología. *Themata,* 20: 159-174.

ARENAS-MENA, C., P. MARTINEZ, R.A. CAMERON and E.H. DAVIDSON. 1998. Expression of the *Hox* gene complex in the indirect development of a sea urchin. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 95: 13062-13067.

ARENDT, D. AND K. NÜBLER-JUNG. 1999. Comparison of early nerve cord development in insects and vertebrates. *Development,* 126: 2309-2325.

ARMBRUST, E.V., J.A. BERGES, C. BOWLER, B.R. GREEN, D. MARTÍNEZ, *et al.* 2004. The genome of the diatom *Thalassiosira pseudonana:* ecology, evolution and metabolism. *Science,* 306: 79-86.

ÁRNASON, Ú. and A. JANKE. 2002. Mitogenomic analyses of eutherian relationships. *Cytogenetics and Genome Research,* 96: 20–32.

ARTHUR, W. 2002. The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. *Nature,* 415:757-764.

ASHWORTH A.C. and J.W. HOGANSON. 1993. The magnitude and rapidity of the climate change marking the end of the Pleisotocene in the mid-latitudes of South America. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology,* 101: 263-270.

ASSIS, L.C.S. 2011a. Species, reality and evidence: a reply to Reydon. *Cladistics,* 27: 6-8.

ASSIS, L.C.S. 2011b. Individuals, kinds, phylogeny and taxonomy. *Cladistics,* 27: 1-3.

AUGUI, S., G.J. FILION, S. HUART, E. NORA, M. GUGGIARI, M. MARESCA, A.F.M. STEWART and E. HEARD. 2007. Sensing X chromosome pairs before X inactivation via a novel X-pairing region of the Xic. *Science* 318: 1632-1636.

AURY, J.M. 2006. Global trends of whole-genome duplications revealed by the ciliate *Paramecium tetraurelia. Nature,* 444: 171-178.

ÁVILA, L.I., M. MORANDO, and J.W. SITES JR. 2006. Congeneric phylogeography: hypothesizing species limits and evolutionary processes in Patagonian lizards of the *Liolaemus boulengeri* group (Squamata: Liolaemini). *Biological Journal of the Linnean Society,* 89: 241-275.

AVISE, J.C. 2000. **Phylogeography. The history and formation of species.** Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

AVISE, J.C., and J.L. HAMRICK. 1996. **Conservation genetics. Case histories from nature.** Chapman & Hall, New York.

AVISE, J.C., J. ARNOLD, R.M. BALL, E. BERMINGHAM, T. LAMB, J.E. NEIGEL, C.A. REEB, and N.C. SAUNDERS. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 18: 489-522.

AX, P. 1996. **Multicellular animals: a new approach to the phylogenetic order in nature.** Springer Verlag, Berlin.

BABONIS, L.S., M.Q. MARTINDALE. 2014. Old cell, new trick? Cnidocytes as a model for the evolution of novelty. *Integrative and Comparative Biology,* 54: 114-122.

BACQUET, C., T. IMAMURA, C.A. GONZÁLEZ, I. CONEJEROS, G. KAUSEL, T.A. NEILDEZ-NGUYEN, *et al.* 2008. Epigenetic processes in a tetraploid mammal. *Mammalian Genome,* 19: 439-447.

BAER, C.F., M.M. MIYAMOTO, and D.R. DENVER. 2007. Mutation rate variation in multicellular eukaryotes: causes and consequences. *Nature Reviews Genetics,* 8: 619-631.

BAILEY, J.A., G. LIU, and E.E. EICHER. 2003. An *Alu* transposition for the origin and expansion of human segmental duplications. *American Journal of Human Genetics,* 73: 823-834.

BAKLOUSHINSKAYA, I.Y. 2009. Evolution of sex determination in mammals. *Biology Bulletin,*

36: 167-174.

BALL, I.R. 1976. Nature and formulation of biogeographical hypotheses. *Systematic Zoology,* 24: 407-430.

BALON, E.K. 2004. Evolution by epigenesis: farewell to darwinism, neo- and otherwise. *Rivista di Biologia/Biology Forum,* 97: 269-312.

BALTER, M. 2015. New mystery for native american origins. *Science,* 349: 354-355.

BALTZLEY, M. 2016. Institutionalizing creationism. *Science,* 352: 1285.

BALZANO, S., E. CORRE, J. DECELLE, R. SIERRA, P. WINCKER *et al.* 2015. Transcriptome analyses to investigate symbiotic relationships between marine protists. *Frontiers in Microbiology,* 6: 98.

BAPTESTE, F. and C. BROCHIER. 2004. On the conceptual difficulties in rooting the tree of life. *Trends in Microbiology,* 12: 9-13.

BAPTESTE, E. C. BICEP and P. LÓPEZ. 2012. Evolution of genetic diversity using networks: the human gut microbiome as a case study. *Clinical Microbiology and Infectious Diseases,* 18 (Supl. 4): 40-43.

BAPTESTE, E., L. VAN LERSEL, A. JANKE, S. KELCHNER, S. KELK, *et al.* 2013. Networks: expanding evolutionary thinking. *Trends in Genetics,* 29: 439-441.

BAPTESTE, E. 2014. The origins of microbial adaptations: how introgressive descent, egalitarian evolutionary transitions, and expanded kin selection shape the network of life. *Frontiers in Microbiology,* 5: 83.

BARBIERI, M. 2003. **The organic codes. An introduction to semantic biology.** Cambridge University Press, Cambridge.

BARNES, R.D. 1969. **Zoología de los invertebrados.** 2° Edición. Editorial Interamericana, México.

BAROSS, J.A. and W.F. MARTIN. 2015. The ribofilm as a concept for life´s origins. *Cell,* 162: 13-15.

BARTEL, D.P. and P.J. UNRAU. 1999. Constructing an RNA world. *Trends in Biochemical Sciences,* 24: M9-M13.

BATESON, G. 1972. **Steps to an ecology of mind.** Ballantine Books, New York.

BATESON, G. 1979. **Mind and nature. A necessary unity.** Bantam Books, New York.

BATESON, W. 1894. **Materials for the study of variation: treated with special regard to discontinuity in the origin of species.** Macmillan and Co., New York.

BAUMER, A.D., S. BASARAN, H. ICSI, T. DEHGANAND A. SCHINZEL. 2003. Parental origin of the two additional haploid sets of chromosomes in an embryo with tetraploidy. *Cytogenetics and Genome Research,* 101: 5-7.

BEATTY, J. 1980. What´s wrong with the received view of evolutionary biology. *Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association,* 2: 397-426.

BEDDALL, B.G. 1968. Wallace, Darwin, and the theory of natural selection. *Journal of the History of Biology,* 1: 261-326.

BEHE, M.J. 1996. **Darwin's black box. The biochemical challenge to evolution.** Touchstone, New York.

BEN-SHLOMO, R., U. MOTRO, G. PAZ and B. RINKEVICH. 2008. Pattern of settlement and natural chimerism in the colonial urochordate *Botryllus schlosseri. Genetica,* 132: 51-58.

BERGER, L.R., J.HAWKS, D.J. DE RUITER, S.E. CHURCHILL, P.SCHMID, L.K. DELEZENE *et al.* 2015. *Homo naledi,* a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi chamber, South Africa. *eLife,* 4:e09560.

BERGMAN, J. 2002. Did Darwin plagiarize his evolution theory? *TJ,* 16: 58-63. https//creation.com/images/pdfs

BERGSTRÖM, J. 1986. Metazoan evolution. A new model. *Zoologica Scripta,* 15: 189-200.

BERGSTRÖM, J. 1989. The origin of animal phyla and the new Phylum Procoelomata. *Lethaia,*

22: 259-269.
BERGTHORSSON, U., K.L. ADAMS, B. THOMASON, and J.D. PALMER. 2003. Widespread horizontal gene transfer of mitochondrial genes in flowering plants. *Nature,* 424: 197-201.
BERTALANFFY, L.V. 1982. **Perspectivas en la teoría general de sistemas.** Alianza Editorial, S.A. Madrid, España.
BIEBRICHER, C.K. and M. EIGEN. 2005. The error threshold. *Virus Research,* 107: 117-127.
BIRCH, L.C. and P.R. ERLICH. 1967. Evolutionary history and population biology. *Nature,* 214: 349-352.
BISHOP, B.E. 1996. Mendel's opposition to evolution and to Darwin. *Journal of Heredity,* 87: 205-213.
BISHOP, J.D.D. and A.D. SOMMERFELDT. 1999. Not like *Botryllus:* indiscriminate post–metamorphic fusion in a compound Ascidian. *Proceedings of the Royal Society* B, 266: 241-248.
BLAIR, J.E., and S. BLAIR-HEDGES. 2005. Molecular phylogeny and divergence times of deuterostome animals. *Molecular Biology and Evolution,* 22: 2275-2284.
BLIN, M., N. RABET, J.S. DEUTSCH, and E. LE MOUCHEL-VIELH. 2003. Possible implication of *Hox* genes *Abdominal-B* and *Abdominal-A* in the specification of genital and abdominal segments in Cirripedes. *Development Genes and Evolution,* 213: 90-96
BODNER, M., U.A. PEREGO, G. HUBER, L. FENDT, A. W. RÖX *et al.* 2012. Rapid coastal spread of first americans: novel insights from South America´s Southern Cone mitochondrial genomes. *Genome Research,* 22: 811-820.
BOFARULL, A.M., A.A. ROYO, M.H. FERNÁNDEZ, E. ORTÍZ-JAUREGUIZAR, and J. MORALES. 2008. Influence of continental history on the ecological specialization and macroevolutionary processes in the mammamlian assemblage of South America: differences between small and large mammals. *BMC Evolutionary Biology,* 8: 97.
BOHM, D. and B.J. HILEY. 1993. **The undivided universe.** Routledge, New York.
BOIVIN, T., J.C. BOUVIER, J. CHADOEUF, D. BESLAY, and B. SAUPHANOR. 2003. Constraints on adaptive mutations in the codling moth *Cydia pomonella* (L.): measuring fitness trade-offs and natural selection. *Heredity,* 90: 107-113.
BONDURIANSKY R., and T. DAY. 2009. Nongenetic inheritance and its evolutionary implications. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 40: 103-125.
BONDURIANSKY, R. 2012. Rethinking heredity, again. *Trends in Ecology and Evolution,* 27: 330-336.
BONNELL, M.L., and R.K. SELANDER. 1974. Elephant seals: genetic variation and near extinction. *Science,* 184: 908-909.
BOOTH, A. and W.F. DOOLITTLE. 2015. Eukaryogenesis, how special really? *Proceedings of the National Academy of Sciences USA,* 112: 10278–10285.
BORDERSTEIN, S.R. and K. THEIS. 2015. Host biology in light of the microbiome: ten principles of holobionts and hologenomes. *PLOS Biology* 13: e1002226.
BOTO, L. 2014. Horizontal gene transfer in the acquisition of novel traits by metazoans. *Proceedings of the Royal Society* B, 281: 20132450.
BOURLAT, S.J., T. JULIUSDOTTIR, C.J. LOWE, R. FREEMAN, J. ARONOWICZ, M. KIRSCHNER *et al.* 2006. Deuterostome phylogeny reveals monophyletic chordates and the new Phylum Xenoturbellida. *Nature,* 444: 85-88.
BOWLER, C., A.E. ALLEN, J.H. BADGER, J. GRIMWOOD, K. JABBARI *et al.* 2008. The *Phaeodactylum* genome reveals the evolutionary history of diatom genomes. *Nature,* 456: 239-244.
BOWLER, P.J. 1974. Alfred Russel Wallace´s concept of variation. *Journal of the History of Medicine,* 29: 196-212.
BRACKMAN, A.C. 1980. **A delicate arrangement. The strange case of Charles Darwin and Alfred Russel Wallace.** Times Books, New York, USA.

BRADY, R.H. 1982. Dogma and doubt. *Biological Journal of the Linnean Society,* 17: 79-96.
BRAWAND D., C.E. WAGNER, Y.I. LI, M. MALINSKY, I. KELLER, *et al.* 2014. The genomic sustrate for adaptive radiation in african Cichlid fish. *Nature,* 513: 375-381.
BREUERT S., T. ALLERS, G. SPOHN and J. SOPPA. 2006. Regulated polyploidy in halophilic bacteria. *PlosONE,* 1: e92.
BRIGANDT, I. 2009. Accounting for vertebrate limbs: from Owen´s homology to novelty in Evo-Devo. A review of Richard Owen´s on the nature of limb: a discourse edited by Ron Amundson, University of Chicago Press, 2007. *Philosophical and Theoretical Biology,* 1: e004.
BRIGANDT, I. and A.C. LOVE. 2012. Conceptualizing evolutionary novelty: moving beyond definitional debates. *Journal of Experimental Zoology (Molecular Developmental Evolution),* 318B: 417-427.
BRIGGS, D.E.G. 2015. Extraordinary fossils reveal the nature of Cambrian life: a commentary on Whittington (1975) «The enigmatic animal *Opabinia regalis,* middle Cambrian, Burgess Shale, British Columbia». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B, 370: 1-10.
BRISSON, D. 2003. The directed mutation controversy in an evolutionary context. *Critical Reviews in Microbiology,* 29: 25-35.
BROMHAM, L. A. RAMBAUT, R. FORTEY, A. COOPER, and D. PENNY. 1998. Testing the Cambrian explosion hypothesis by using a molecular dating technique. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA,* 95: 12386-12389.
BROOKS, D.R. and E.O. WILEY. 1986. **Evolution as entropy. Toward a unified theory of evolution.** The University of Chicago Press, Chicago.
BROWN, J.R. 2003. Ancient horizontal gene transfer. *Nature Genetics,* 4: 121-132.
BROWN, J.H. and M.V. LOMOLINO. 1998. **Biogeography.** Second Edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland.
BROWN, J.R., D. GENTRY, J.A. BECKER, K. INGRAHAM, D.J. HOLMES, and M.J. STANHOPE. 2003. Horizontal transfer of drug-resistant aminoacyl-transfer-RNA synthetases of anthrax and Gram-positive pathogens. *European Molecular Biology Organization,* 4: 692-698.
BRUMFIELD, G. 2005. Who has designs on our students´ minds? *Nature,* 434: 1062-1065.
BUFFON, G-L. LECLERC, COMTE DE. 1749-1788. **Histoire naturelle générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roy.** L›Imprimerie Royale, París.
BUNGE, M. 2004. **Emergencia y convergencia. Novedad cualitativa y unidad del conocimiento.** Gedisa Editorial, Barcelona.
BURKI, F. *et al.* 2007. Phylogenomics reshuffles the eukaryotic supergroups. *PLOS ONE,* 2: e790.
BURLANDO, B. 1990. The fractal dimension of taxonomic systems. *Journal of Theoretical Biology,* 146: 99-114.
BUSH, G.L. 1982. *What do we really know about speciation?* Pp. 119-128. In **Perspectives on Evolution** (R. Milkman, ed). Sinauer Associates, Inc., Massachusetts.
BUSTAMANTE, C.A., J.P. TOWSEND and D.L. HARTL. 2000. Solvent accesibility and purifying selection within proteins of *Escherichia coli* and *Salmonella enterica. Molecular Biology and Evolution,* 17: 301-308.
BUTLIN, R.K. and M.G. RITCHIE. 2009. Genetics of speciation. *Heredity,* 102 1-3.
CAI, F., S.D. AXEN, and C.A. KERFELD. 2013. Evidence for the widespread distribution of CRISPR-CAS system in the Phylum Cyanobacteria. *RNA Biology,* 10: 687-693.
CAIRNS, J., J. OVERBAUGH and S. MILLER. 1988. The origin of mutants. *Nature,* 335: 142-145.
CALLAWAY, E. 2011. Ancient DNA reveals secrets of human history. *Nature,* 476: 126-127.
CALLENDER, L.A. 1988. Gregor Mendel: an opponent of descent with modification. *History of Science* 26: 1-36.
CAMPBELL, J. 1973. T**he hero with a thousand faces.** Bollingen Series XVII. Princeton Uni-

versity Press, New Jersey.
CAMPBELL, J. 1974. **The mythic image.** Bollingen Series C. Princeton University Press, New Jersey.
CANN, R.I., M. STONEKING and A.C. WILSON. 1987. Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature* 325: 31-36.
CANNON, W.F. 1961. The bases of Darwin´s achievement: a reevaluation. *Victorian Studies,* 5: 109-134.
CAÑESTRO, C., H. YOKOI and J.H. POSTLETHWAIT. 2007. Evolutionary developmental biology and genomics. *Nature Reviews Genetics,* 8: 932- 942.
CAPLAN, A. 1978. Testability, disreputability, and the structure of the modern synthetic theory of evolution. *Erkenntnis,* 13: 261-278.
CARR, D.H. 1971. Chromosome studies in selected spontaneous abortions. Polyploidy in man. *Journal of Medical Genetics,* 8: 164-174.
CARON, J-B. y C. ARIA. 2017. Cambrian suspension-feeding lobopodians and the early radiation of panarthropods. *BMC Evolutionary Biology,* 17: 29.
CARRAPIÇO, F. 2010. How symbiotic is evolution? *Theory in Biosciences* 129: 135-139.
CARROLL, S.B. 2005. **Endless forms most beautiful.** W.W. Norton & Company, New York.
CARROLL, S.B. 2008. Evo-Devo and an expanding evolutionary synthesis: a genetic theory of morphological evolution. *Cell,* 134: 25-36.
CARROLL, S.B., J.K. GRENIER and S.D. WEATHERBEE. 2001. **From DNA to diversity. Molecular genetics and the evolution of animal design.** Blackwell Science, Oxford.
CARSON, H.L. and A.R. TEMPLETON. 1984. Genetic revolutions in relation to speciation phenomena: the founding of new populations. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 15: 97-131.
CASEY, W., S. DUNN, P. LEYS and S.H.D. HADDOCK. 2015. The hidden biology of sponges and ctenophores. *Trends in Ecology and Evolution,* 30: 282-291
CASSIRER, E. 2014. **Las ciencias de la cultura.** Breviarios del Fondo de Cultura Económica, México.
CAVALLI-SFORZA, L.L. and W.F. BODMER. 1971. **The genetics of human populations.** W. H. Freeman and Company, San Francisco.
CHANG, E.S., M. NEUHOF, N.D. RUBINSTEIN, A. DIAMANT, H. PHILIPPE *et al.* 2015. Genomic insights into the evolutionary origin of Myxozoa within Cnidaria. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 112: 14912-14917.
CHAPMAN, M. and M.C. ALLIEGRO. 2012. The karyomastigont as an evolutionary seme. *The Quarterly Review of Biology,* 87: 315-324.
CHEN, T.T. 1940. Conjugation of three animals in *Paramecium bursaria. Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 26: 231-238.
CHEN, Z., C.H. CHENG, J. ZHANG, L. CAO, L. CHEN, L. ZHOU *et al.* 2008. Transcriptomic and genomic evolution under constant cold in antarctic notothenioid fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 105: 12944-12949.
CHENG, Z., M. VENTURA, X. SHE, P. KHAITOVICH, T. GRAVES, K. OSEGAWA, D. CHURCH, P. DEJONG, R.K. WILSON, S. PÄÄBO, M. ROCCHI and E.E. EICHLER. 2005. A genome-wide comparison of recent chimpanzee and human segmental duplications. *Nature,* 437: 88-93.
CHESTER, M., J.P. GALLAGHER, V.V SYMONDS, A.V. CRUZ DA SILVA, E.V. MAVRODIEV, AR. LEITCH *et al.* 2012. Extensive chromosomal variation in a recently formed natural allopolyploid species, *Tragopogon miscellus* (Asteraceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 109: 1176-1181.
CHOMSKY, N. 2015. **Requiem for the american dream. Noam Chomsky and the principles of concentration of wealth & power.** Peter D. Hutchison, Director. DVD.

COCKCROFT, C.E., B.C.W. DE BEER, J.M.S. HEALY and J.A.H. MURRAY. 2000. Cyclin control of growth rate in plants. *Nature,* 405: 575-579.

COHN, M.J. 2002. Lamprey *Hox* genes and the origin of jaws. *Nature,* 416: 386-387.

COHEN M.R. y E. NAGEL. 2000. **Introducción a la lógica y al método científico. 1. Lógica formal.** Amorrortu Editores. Novena Reimpresión. Buenos Aires.

COLBERT, E.H. 1980. **Evolution of the vertebrates. A history of the backboned animals through time.** Third edition. John Wiley and Sons, New York.

COMAI, L. 2000. Genetic and epigenetic interactions in allopolyploid plants. *Plant Molecular Biology,* 43: 387–399.

COMAI, L. 2005. The advantages and disadvantages of being polyploid. *Nature Reviews Genetics,* 6: 836- 846.

CONDEMI, S., A. MOUNIER, P. GIUNTI, M. LARI, D. CARAMELLI and L. LONGO. 2013. Possible interbreeding in late italian neanderthals? New data from the Messena jaw Monte Lessini, Verona, Italy). *PLOS ONE,* 8: e59781.

CONWAY MORRIS, S. 2000. The Cambrian «explosion»: slow-fuse or megatonnage? *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 97: 4426–4429.

COOPER, J.P. 2000. Telomere transition in yeast: the end of the chromosome as we know it. *Current Opinion in Genetics and Development,* 10: 169-177.

CORONATO A., O. MARTÍNEZ and J. BARRASA. 2004. Glaciations in Argentine Patagonia Southern South America. Part III. South America, Asia, Africa, Australia and Antarctica. Pp. 49-67. In: (Ehlers, J. and P. Gibbard, eds.) **Quaternary Glaciations: Extent and Chronology.** Amsterdam: Quaternary Book Series, Elsevier.

CORSI, P. 2011. Jean-Baptiste Lamarck: from myth to history. Pp. 12-28. In: **Transformations of lamarckism: from subtle fluids to molecular biology** (S.B. Gissis and E. Jablonka, eds.). Vienna Series in Theoretical Biology, MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

COX, C. and P.D. MOORE. 1980. **Biogeography. An ecological and evolutionary aproach.** Third Edition, John Wiley & Sons, New York.

COYNE, J.A. 2011. Speciation in a small space. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 108: 12975-12976.

CRANDALL, K.A. 1994. Intraspecific cladogram estimation: accuracy at higher levels of divergence. *Systematic Biology,* 43: 222-235.

CRANDALL, K.A. and A.R. TEMPLETON. 1993. Empirical tests of some predictions from coalescence theory. *Genetics,* 132: 619-633.

CREPET, W.L. 2000. Progress in understanding angiosperm history, success and relationships: Darwin´s abominably «perplexing phenomenon». *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 97: 12939-12941.

CRESPI, B. and P. NOSIL. 2013. Conflictual speciation: species formation via genomic conflict. *Trends in Ecology and Evolution,* 26: 48-55.

CRISP, M.D., S.A. TREWICK, and L.G. COOK. 2010. Hypothesis testing in biogeography. *Trends in Ecology and Evolution,* 26: 66-72.

CRISP, A., C.BOSCHETTI, M. PERRY, A. TUNNACLIFFE and G. MICKLEM. 2015. Expression of multiple horizontally acquired genes is a hallmark of both vertebrate and invertebrate genomes. *Genome Biology,* 16: 50.

CROW, K.D. and G.P. WAGNER. 2006. What is the role of genome duplication in the evolution of complexity and diversity? *Molecular Biology and Evolution,* 23: 887-892.

CROW, K.D., P.F. STADLER, V.J. LYNCH, C. AMEMIYA *et al.* 2005. The «fishspecific» *Hox* cluster duplication is coincident with the origin of teleosts. *Molecular Biology and Evolution,* 23: 121-136.

CROW, J.F. 2008. Mid-century controversies in population genetics. *Annual Reviews of Genet-*

ics, 42: 1-16.

CUI, L. *et al.* 2006. Widespread genome duplications throughout the history of flowering plants. *Genome Research,* 16:738–7496.

DAESCHLER, E.B., N.H. SHUBIN and F.A. JENKINS JR. 2006. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature,* 440: 757-763.

DAGAN, T., Y. ARTZY-RANDRUP and W. MARTIN. 2008. Modular networks and cumulative impact of lateral gene transfer in Prokaryote genome evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 105: 10039-10044.

DAGAN, T. and W. MARTIN. 2009. Seen green and red in diatom genomes. *Science,* 324: 1651-1652.

DANCHIN, E., A. CHARMANTIER, F.A. CHAMPAGNE, A. MESOUDI, B. PUJOL and S. BLANCHET. 2011. Beyond DNA: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution. *Nature Reviews Genetics,* 12: 475-486.

DARLINGTON, C.D. 1959. The origins of darwinism. *Scientific American,* 200: 60-66.

DARWIN, CH. 1859. **El origen de las especies por la selección natural.** Traducción por Editora Nacional, México, 1979.

DARWIN, CH. 1871. **The descent of man and selection in relation to sex. Two volumes with illustrations.** John Murray, Albemarle Street, London.

DAVID, L., S. BLUM, M.W. FLEDMAN, U. LAVI and J. HILLEL. 2000. Recent genome duplication of the common carp *(Cyprinus carpius)* genome as revealed by analyses of microsatellite *loci. Molecular Biology and Evolution,* 20: 1425-1434.

DAVIDSON, E.H. and BRITTEN R.J. 1979. Regulation of gene expression: possible role of repetitive sequences. *Science,* 204: 1052-1059.

DAVIDSON E.H., K.J. PETERSON and R.A. CAMERON. 1995. Origin of bilaterian body plans: evolution of developmental regulatory mechanisms. *Science,* 270: 1319-1325

DAVIDSON, E.H. and D.H. ERWIN. 2006. Gene regulatory networks and the evolution of animal body plans. *Science,* 311: 796-800.

DAVIDSON, E.H. and M.S. LEVINE. 2008. Properties of developmental gene regulatory networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 105: 20063-20066.

DAVIES, R. 2012. How Charles Darwin received Wallace´s Ternate paper 15 days earlier than he claimed: a comment on Van Wyhe and Rookmaaker (2012). *Biological Journal of the Linnean Society,* 105:472-477.

DAWKINS, R. 1989. **The selfish gene.** Oxford University Press, second edition, Oxford.

DAWKINS, R. 1999. **The extended phenotype. The long reach of the gene.** Oxford University Press, second edition, Oxford.

DE BODT, S., S. MAERE and Y. VAN DE PEER. 2005. Genome duplication and the origin of angiosperms. *Trends in Ecology and Evolution,* 20: 591-597.

DE LA CRUZ, F. and J. DAVIES. 2000. Horizontal gene transfer and the origin of species: lessons from bacteria. *Trends in Microbiology,* 8: 128-133.

DELAUX, P-M., G.V. RADHAKRISHNAN, D. JAYARAMANA, J. CHEEMAB, M. MALBREILD *et al.* 2015. Algal ancestor of land plants was preadapted for symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciencies* USA, 112: 13390–13395.

DELNERI, D., I. COLSON, S. GRAMMENOUDI, I.N. ROBERTS, E.L. LOUIS and S.G. OLIVER. 2003. Engineering evolution to study speciation in yeasts. *Nature,* 422: 68-72.

DELSUC, F., H. BRINKMANN and H. PHILIPPE. 2005. Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life. *Nature Genetics,* 6: 361-376.

DELWICHE, CH.F. and E.D. COOPER. 2015. The evolutionary origin of a terrestrial flora. *Current Biology,* 25: R899-R910.

DENG X., J.B. HIATT, D.K. NGUYEN, S. ERCAN, D. STURGILL *et al.* 2011. Evidence for compensatory

upregulation of expressed X-linked genes in mammals, *Caenorhabditis elegans* and *Drosophila melanogaster. Nature Genetics,* 43: 1179-1185.

DENNET, D. 1995. **Darwin's dangerous idea. Evolution and the meanings of life.** Simon & Schuster, New York.

DENOEUD, F., S. HENRIET, S. MUNGPAKDEE, J.M. AURY, C. DA SILVA *et al.* 2010. Plasticity of animal genome architecturee unmasked by rapid evolution of a pelagic tunicate. *Science,* 330: 1381-1385.

DEPEW D.J. and B.H. WEBER. 1996. **Darwinism evolving. Systems dynamics and the genealogy of natural selection.** First MIT Press edition, Cambridge, Mass.

DE QUEIROZ, K. 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation. A conceptual unification and terminological recommendation. Pp. 57-75, In: **Endless Forms. Species and Speciation** (D. J. Howard and S. H. Berlocher, eds.). Oxford University Press, New York.

DE QUEIROZ, K. 2005. Different species problems and theory resolution. *Bioessays,* 27: 1263-1269.

DERELLE, R. and B.F. LANG. 2012. Rooting the Eukaryotic tree with mitochondrial and bacterial proteins. *Molecular Biology and Evolution,* 29: 1277–1289.

DE LA FUENTE, R. 2011. Estructura y comportamiento de los cromosomas sexuales durante la meiosis de mamíferos. Departamento de Biología, Universidad Autónoma de Madrid.

DE LA ROSA, R., J.K. GRENIER, T. ANDREEVA, C. E. COOK, A. ADOUTTE *et al.* 1999. *Hox* genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution. *Nature,* 399: 772-776.

DE MANUEL, M., M. KUHLWILM, P. FRANDSEN, V.C. SOUSA, T. DESAI *et al.* 2016. Chimpanzee genomic diversity reveals ancient admixture with bonobos. *Science,* 354: 477-481.

DE RYBEL, B., A.P. MÄHÖNEN, Y. HELARIUTTA and D. WEIJERS. 2016. Plant vascular development: from early specification to differentiation. *Nature Reviews Molecular Cell Biology,* 17: 30-40.

DESALLE, R. and L. VAL GIDDINGS. 1986. Discordance of nuclear and mitochondrial DNA phylogenies in Hawaiian *Drosophila. Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 83: 6902-6906.

DE SAINT PIERRE, M., C.M. BRAVI, J.M.B. MOTTI, N. FUKU, M. TANAKA *et al.* 2012. An alternative model for the early peopling of Southern South America revealed by analyses of three mitochondrial DNA haplogroups. *PLOS ONE,* 7: e43486.

DEUTSCH, J.S. 2009. Darwin and the Cirripedes: insights and dreadful blunders. *Integrative Zoology,* 4: 316-322.

DÍAZ, G.B. and R.A. OJEDA. 1999. Kidney structure and allometry of argentine desert rodents. *Journal of Arid Environments,* 41:453–461.

DICKSON, K.A. and J.B. GRAHAM. 2004. Evolution and consequences of endothermy in fishes. *Physiological and Biochemical Zoology,* 77: 998-1018.

DILCHER, D. 2000. Toward a new synthesis: major evolutionary trends in the angiosperm fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 97: 7030-7036.

DILLEHAY, T.D. 2009. Probing deeper into first american studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 106: 971-978.

DILLEHAY, T.D., C. RAMÍREZ, M. PINO, M.B. COLLINS, J. ROSSEN and J.D. PINO-NAVARRO. 2008. Monte Verde: seaweed, food, medicine, and the peopling of South America. *Science,* 320: 784-786.

DIOGO, R., R.G. KELLY, L. CHRISTIAEN, M. LEVINE, J.M. ZIERMANN *et al.* 2015. A new heart for a new head in vertebrate cardiopharyngeal evolution. *Nature,* 520: 466- 473.

DOBIGNY, G., V. ANISKIN and V. VOLOBOUEV. 2002. Explosive chromosome evolution and speciation in the gerbil genus *Taterillus* (Rodentia, Gerbillinae): a case of two new crypic spe-

cies. *Cytogenetics and Genome Research,* 96: 117-124.

DOBIGNY, G., C. OZOUF-COSTAZ, P.D. WATERS, C. BONILLO, J.P. COUTANCEAU and V. VOLOBOUEV. 2004. LINE-1 amplification accompanies explosive genome repatterning in rodents. *Chromosome Research,* 12: 787–793, 2004.

DOBIGNY, G., V. ANISKIN, L. GRANJON, R. CORNETTE and V. VOLOBOUEV. 2005. Recent radiation in west African *Taterillus* (Rodentia, Gerbillinae): the concerted role of chromosome and climatic change. *Heredity,* 95: 358-368.

DOBZHANSKY, TH. 1935. A critique to the species concept in biology. *Philosophy of Science,* 2: 344-355.

DOBZHANSKY, T. 1970. **Genetics and the origin of species.** Columbia University Press, New York.

DOBZHANSKY, T., J. AYALA, G.L. STEBBINS and J.W. VALENTINE. 1977. **Evolution.** W. H. Freeman and Company, San Francisco.

DODD, M.S., D. PAPINEAU, T. GRENNE, J.F. SLACK, M. RITTNER, F. PIRAJNO *et al.* 2017. Evidence for early life in earth's oldest hydrothermal vent precipitates. *Nature,* 543: 60-65.

DOHM, J.C., A.E. MINOCHE, D. HOLGRAWE, S. CAPELLA-GUTIÉRREZ, F. ZAKRZEWSKI *et al.*, 2014. The genome of the recently domesticated crop plant sugar beet *(Beta vulgaris). Nature,* 505: 546-549.

DOLAN, M.F., H. MELNITSKY, L. MARGULIS and R. KOLNICKI. 2002. Motility proteins and the origin of the nucleus. *The Anatomical Record,* 268: 290-301.

DOOLITTLE, W.F. 1999a. Lateral genomics. *Trends in Genetics,* 15: M5-M-8.

DOOLITTLE, W.F. 1999b. Phylogenetic classification and the universal tree. *Science,* 284: 2124-2129.

DOOLITTLE, W.F. 2010. The attempt on the life of the tree of life: science, phylosophy and politics. *Biology and Philosophy,* 25: 455-473.

DOOLITTLE, W.F. 2012. Population genomics: how bacterial species form and why they don´t exist. *Current Biology,* 22: R451-453.

DOOLITTLE, W.F. and E. BAPTESTE. 2007. Pattern pluralism and the tree of life hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 104: 2043-2049.

DOOLITTLE, W.F. and O. ZHAXYBAYEVA. 2009. On the origin of prokaryotic species. *Genome Research,* 19: 744-756.

DOS REIS, M., P.C.J. DONOGHUE and Z. YANG. 2014. Neither phylogenomic nor paleontological data support a Paleogene origin of placental mammals. *Biology Letters,* 10: 20131003.

DOYLE, J.J. and B.S. GAUT. 2000. Evolution of genes and taxa: a primer. *Plant Molecular Biology,* 42:1-23.

DRACK, M. 2015. Ludwig von Bertalanffy's organismic view on the theory of evolution. *Journal of Experimental Zoology (Molecular Development Evolution),* 324B: 77-90.

DUNN, C.W. *et al.* 2008. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature,* 452: 745–749.

DUNN, C.W., S.P. LEYS and S.H.D. HADDOCK. 2015. The hidden biology of sponges and ctenophores. *Trends in Ecology and Evolution,* 30: 282-291.

DUTREUIL, S. 2014. What good are abstract and what-if models? Lessons from the Gaia hypothesis. *History of Philosophy of the Life Sciences,* 36: 16-41.

DYNESIUS M. and R. JANSSON. 2000. Evolutionary consequences of changes in species geographic distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 97: 9115-9120.

EDWARDS, M.R. 1998. From a soup or a seed? Pyritic metabolic complexes in the origin of life. *Trends in Ecology and Evolution,* 13:178-181.

EGAN, S., T. HARDER, C. BURKE, P. STEINBERG, S. KJELLEBERG and T. THOMAS. 2012. The sea-

weed holobiont: understanding seaweed-bacteria interactions. *FEMS Microbiological Reviews,* 37: 462-476.

EHRLICH, J., D. SANKOFF and J.H. NADEAU. 1997. Synteny conservation and chromosome rearrangements during mammalian evolution. *Genetics,* 147: 289-296.

EIGEN, M. 1971. Self-organization of matter and the evolution of biological macromolecules. *Naturwissenschaften,* 58: 465-523.

EIGEN, M. 1978. The hypercycle. A principle of natural self-organization. Part B. The abstract hypercycle. *Naturwissenschaften,* 65: 7-41.

EIGEN, M. 1992. **Steps towards life. A perspective on evolution.** Oxford University Press, Oxford.

EISENBERG, J.F. 1981. **The Mammalian radiations. An analysis of trends in evolution, adaptation and behavior.** The University of Chicago Press, Chicago.

EIZINGER, A., B. JUNGBLUT and R.J. SOMNER. 1999. Evolutionary change in the functional specificity of genes. *Trends in Genetics,* 15: 197-202.

ELDREDGE, N. 1985. **Unfinished synthesis. Biological hierarchies and modern evolutionary thought.** Oxford University Press, New York.

ELDREDGE, N. 1996. Hierarchies in macroevolution. Pp. 42-61, In: **Evolutionary paleobiology.** D. Jablonsky, D.H. Erwin, and J.H. Lipps, eds). The University of Chicago Press, Chicago.

ELDREDGE, N. and S.J. GOULD. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. Pp. 82-115. In: **Models in Paleobiology** (T.J.M. Schopft, ed.). Freeman, Cooper and Co., San Francisco.

ELLEGREN, H. 2004. Microsatellites: simple sequences with complex evolution. *Nature Genetics,* 5: 435-445.

ELLSTRAND, N.C., L.C. GARNER, S. HEDGE, R. GUADADNUOLO and L. BLANCAS. 2007. Spontaneous hybridization between maize and teosinte. *Journal of Heredity,* 98: 183-187.

ENDLER, J.A. 1977. **Geographic variation, especiation, and clines. Monographs in population biology.** Princeton University Press, New Jersey.

ENGLAND, R. 1997. Natural selection before the origin: public reactions of some naturalists to the Darwin-Wallace papers (Thomas Boyd, Arthur Hussey, and Henry Baker Tristram). *Journal of the History of Biology,* 30: 267-290.

ERESHEFSKY, M. 2011. Mystery of mysteries: Darwin and the species problem. *Cladistics,* 27: 67-79.

ERWIN, D.H. and E.H. DAVISON. 2009. The evolution of hierarchical gene regulatory networks. *Nature Reviews Genetics,* 10: 141-148.

ERWIN, D.H., M. LAFLAMME, S.M. TWEEDT, E.A. SPERLING, D. PISANI and K.J. PETERSON. 2011. The Cambrian conundrum: early divergence and later ecological success in the early history of animals. *Science,* 334: 1091-1097.

EULGEM, T., P.J. RUSHTON, S. ROBATZEK and I.E. SOMSSICH. 2000. The WRKY superfamily of plant transcription factors. *Trends in Plant Science,* 5: 199-206.

FAGAN, M.B. 2007. Wallace, Darwin and the practice of natural history. *Journal of the History of Biology,* 40: 601-635.

FAGUY, D.M. and W.F. DOOLITTLE. 2000. Horizontal gene transfer of catalase-peroxidase genes between archaea and pathogenic bacteria. *Trends in Genetics,* 16: 196-197.

FALCONER, D.S. 1989. **Introduction to quantitative genetics.** Longman, Essex.

FAUTIN, D.G. 2009. Structural diversity, systematics and evolution of cnidae. *Toxicon* 54: 1054-1064.

FEDEROFF, N.V. 2012. Transposable elements, epigenetics, and genome evolution. *Science,* 338: 758-767.

FELSENSTEIN, J. 1971. The rate of loss of multiple alleles in finite haploid populations. *Theoret-*

ical Population Biology, 2: 391-403.
FERGUSON, L., F. MARLÉTAZ, J-M. CARTER, W.R. TAYLOR, M. GIBBS, C.J. BREUKER *et al.* 2014. Ancient expansion of the *Hox* cluster in Lepidoptera generated four homeobox genes implicated in extra-embryonic tissue formation. *PLoS Genetics,* 10: e1004698.
FERRIER, D.E., C. MINGUILLÓN, P.W. HOLLAND and J. GARCÍA-FERNÁNDEZ. 2000. The amphioxus *Hox* cluster: deuterostome posterior flexibility and *Hox*14. *Evolution and Development,* 2: 284-293.
FERRIS, S.D. and G.S. WHITT. 1977. The evolution of duplicate gene expression in the carp *(Cyprinus carpio). Experientia,* 33:1299-1300.
FESCHOTTE, G. 2008. Transposable elements and the evolution of regulatory networks. *Nature Reviews Genetics,* 9: 397-405.
FIGUEIREDO, J., C. HOORN, P. VAN DER VEN and E. SOARES. 2009. Late Miocene onset of the Amazon river and the Amazon deep-sea fan: evidence from the Foz de Amazonas basin. *Geology,* 37: 619-622.
FISCHER, A. 2001. **Evolución... El nuevo paradigma. Una nueva aproximación a las ciencias sociales.** Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
FISCHER, G., S.A. JAMES, I.N. ROBERTS, S.G. OLIVER and E.J. LOUIS. 2000. Chromosomal evolution in *Saccharomyces. Nature,* 405: 451-454.
FISHER, R. 1930. **The genetical theory of natural selection.** Clarendon, Osford.
FLANNERY, M.A. 2011. **Alfred Russel Wallace. A rediscovered life.** Discovery Institute Press, Seattle, Washington, USA.
FLEMMING, A.J., Z-Z. SHE, A. CUHNA, S.W. EMMONS and A.M. LEROI. 2000. Somatic polyploidization and cellular proliferation drive body size evolution in nematodes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 97: 5285-5290.
FOOX, J. and M.E. SIDDALL. 2015. The road to Cnidaria: history of phylogeny of the Myxozoa. *Journal of Parasitology,* 101: 269-274.
FORTERRE, P. 2013. The common ancestor of Archaea and Eukarya was not an archaeon. *Archaea,* ID 372396, 18 pp.
FOSTER, P.L. 1998. Adaptive mutation: Has the unicorn landed? *Genetics,* 148: 1453-1459.
FOSTER, P.L. 1999. Mechanisms of stationary phase mutation: a decade of adaptive mutation. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 33: 57-88.
FOX KELLER, E. 2000. **The century of the gene.** Harvard University Press, Londres.
FOX KELLER, E. 2002. **Making sense of life. Explaining biological development with models, metaphors and machines.** Harvard University Press, London.
FRANCIS, K.A. 2007. **Charles Darwin and the origin of species.** Greenwood Press, Connecticut.
FRANK, R.H. 2009. The invisible hand, trumped by Darwin? *The New York Times,* 12 Julio.
FRANKHAM, R., J.D. BALLOU and D.A. BRISCOE. 2002. **Introduction to conservation genetics.** Cambridge University Press, Cambridge.
FREITAS, C., S. RODRIGUES, L. SAÚDE and I. PALMEIRIM. 2005. Running after the clock. *International Journal of Developmental Biology,* 49: 317-324.
FREE, A. and N.H. BARTON. 2007. Do evolution and ecology need the Gaia hypothesis? *Trends in Ecology and Evolution,* 22: 611-619.
FREELAND, S.J., R.D. KNIGHT and L.F. LANDWEBER. 1999. Do proteins predate DNA? *Science,* 286: 690-692.
FREEMAN, S. and J.C. HERRON. 1998. **Evolutionary analysis.** Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
FRIGG, R. 2006. Scientific representation and the semantic view of theories. *Theoria,* 55: 49-65.
FROST, L.S., R. LAPLACE, A.O. SUMMERS and A. TOUSSAINT. 2005. Mobile genetic elements: the

agents of open source evolution. *Nature Reviews Microbiology,* 3: 722-732.

FU, Q., M. HAJDINJAK, O.T. MOLDOVAN, S. CONSTANTIN, S. MALLICK *et al.* 2015. An early modern human from Romania with a recent Neanderthal ancestor. *Nature,* 524: 216-219.

FUENTES, I., S. STEGEMANN, H. GOLCZYK, D. KARCHER and R. BOCK. 2014. Horizontal genome transfer as an asexual path to the formation of new species. *Nature,* 511: 232-236.

FURLONG, R.F. and P.W. HOLLAND. 2002. Were vertebrates octoploid? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London,* B. Biological Sciences, 357: 531-544.

FUTUYMA, D.J. 1998. **Evolutionary biology.** Sinauer Associates, Inc. Massachusetts.

GALITSKI, T., A.J. SALDANHA, C.A. STYLES, E.S. LANDER and G.R. FINK. 1999. Ploidy regulation of gene expression. *Science,* 285: 251-254.

GALLARDO, M.H. 1979. Las especies chilenas de *Ctenomys.* I. Estabilidad cariotípica. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales,* 12: 7182.

GALLARDO, M.H. 1995. Pluralismo ideológico y biología evolutiva. *Mastozoología Neotropical,* 2: 97-98.

GALLARDO, M. 2002. Evolución el nuevo paradigma… una nueva aproximación a las ciencias sociales. *Revista Chilena de Historia Natural,* 74: 727-729.

GALLARDO, M.H. 2003. Genome dynamics, genetic complexity and macroevolution. *Revista Chilena de Historia Natural,* 76: 717-724.

GALLARDO, M.H. 2011. **Evolución. El curso de la vida**. Editorial Médica Panamericana, Buenos Aires.

GALLARDO, M.H. 2013. Alfred Russel Wallace (1823-1913): obra y figura. *Revista Chilena de Historia Natural,* 86: 241-250.

GALLARDO, M.H. and B.D. PATTERSON. 1987. An additional 14-chromosome karyotype and sex chromosome mosaicism in south american marsupials. In: **Studies in Neotropical Mammalogy: Essays in honor of Philip Hershkovitz.** (B.D. Patterson and R.M. Timm, eds.). *Fieldiana Zoology* (new series), 39: 111-115.

GALLARDO M.H. and N. KÖHLER. 1994. Demographic changes and genetic loses in populations of a subterranean rodents *(Ctenomys maulinus brunneus)* affected by a natural catastrophe. *Zeitschrift für Saugetierkunde,* 59: 358-365.

GALLARDO M.H., N. KÖHLER and C. ARANEDA. 1995. Bottleneck effects in local populations of fossorial *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae) affected by vulcanism. *Heredity,* 74: 638-646.

GALLARDO, M.H., N. KÖHLER and C. ARANEDA. 1996. Loss of genetic variation in *Ctenomys coyhaiquensis* (Rodentia, Ctenomyidae) affected by vulcanism. *Mastozoología Neotropical,* 3: 7-13.

GALLARDO M.H., J.W. BICKHAM, R.L. HONEYCUTT, R.A. OJEDA and N. KÖHLER. 1999. Discovery of tetraploidy in a mammal. *Nature,* 401: 241.

GALLARDO, M.H. and J.A.W. KIRSCH. 2001. Molecular relationships among Octodontidae (Mammalia: Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Mammalian Evolution,* 8: 73-89.

GALLARDO, M.H., F.C. MONDACA, R.A. OJEDA, N. KÖHLER and O. GARRIDO. 2002. Morphological diversity in the sperms of Caviomorph rodents. *Mastozoología Neotropical,* 9: 159-170.

GALLARDO, M.H., J.W. BICKHAM, G. KAUSEL, N. KÖHLER and R.L. HONEYCUTT. 2003. Gradual and quantum genome size shifts in the hystricognath rodents. *Journal of Evolutionary Biology,* 16: 163-169.

GALLARDO, M.H., O. GARRIDO, R. BAHAMONDE and M. GONZÁLEZ. 2004a. Gametogenesis and nucleotypic effects in the tetraploid red vizcacha rat. *Biological Research,* 37: 767-775.

GALLARDO, M.H., G. KAUSEL, A. JIMÉNEZ, C. BACQUET, C. GONZÁLEZ, J. FIGUEROA and R. OJEDA. 2004b. Whole-genome duplications in South American desert rodents (Octodontidae). *Biological Journal of the Linnean Society,* 82: 443-451.

GALLARDO, M.H., C.A. GONZÁLEZ and I. CEBRIÁN. 2006. Molecular cytogenetics and allotet-

raploidy in the red vizcacha rat, *Tympanoctomys barrerae* (Rodentia, Octodontidae). *Genomics,* 88: 214-221.

GALLARDO M.H., R.A. OJEDA, C.A. GONZÁLEZ and C.A. RÍOS. 2007. The Octodontidae revisited. Pp. 695-719. In: **The Quintessential Naturalist. Honoring the Life and Legacy of Oliver P. Pearson** (Kelt D.A. and E. Lessa, eds). Berkeley Press.

GALLARDO, M.H., E. SUÁREZ-VILLOTA, J. J. NUÑEZ, R.A. VARGAS, R. HARO and N. KÖHLER. 2013. Phylogenetic analysis and phylogeography of the tetraploid rodent *Tympanoctomys barrerae* (Octodontidae): insights on its origin and the impact of quaternary climate changes on population dynamics. *Biological Journal of the Linnean Society,* 108: 453–469.

GANDOLFO, M.A., K.C. NIXON and W.L. CREPET. 2004. Cretaceous flowers of Nymphaceae and implications for complex insect entrapment pollinization mechanism in early angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 101: 8056-8060.

GARAGNA, S., N. MARZILIANO, M. ZUCCOTT, J.B. SEARLE, E. CAPANNA and C.A. REDI. 2001. Pericentromeric organization at the fusion point of mouse robertsonian translocation chromosomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 98: 171-175.

GARCÍA-FERNÁNDEZ, J. 2005. The genesis and evolution of homeobox gene clusters. *Nature Reviews Genetics,* 6: 881-92.

GASTONY, G.J. 1991. Gene silencing in a polyploid homosporous fern: paleopolyploidy revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 1602-1605.

GAYMER, P. 2008. Chordate origins. *Nature Reviews Genetics,* 9: 186.

GAYON, J. 2010. Defining life: synthesis and conclusions. *Origins of Life and Evolution of Biospheres,* 40: 231–244.

GÉANT, E., E. MOUCHEL-VIELH, J-P. COUTANCEAU, C. OZOUF-COSTAZ and J.S. DEUTSCH. 2006. Are cirripedia hopeful monsters? Cytogenetic approach and evidence for a *Hox* gene cluster in the Cirripede crustacean *Sacculina carcini*. *Development Genes and Evolution,* 216: 443-449.

GENSEL, G. 2008. The earliest land plants. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics,* 39:459–477.

GERSTEIN, A.C. and S.P. OTTO. 2009. Ploidy and the causes of genomic evolution. *Journal of Heredity,* 100: 571-581.

GHISELIN, M.T. 2010. Richard Owen: Biology without Darwin, a revised edition. *Integrative and Comparative Biology,* 50: 259-260.

GIBBONS, A. 2013. Elusive denisovans sighted in oldest human DNA. *Science,* 342: 1156.

GIBBONS, A. 2014. Neandertals and moderns made imperfect mates. *Science,* 343: 471-472.

GIBBONS, A. 2015. New human species discovered. *Science,* 349: 1149-1150.

GILBERT, S. 1998. Conceptual breakthroughs in developmental biology. *Journal of Biosciences,* 23: 169-176.

GILBERT. S.F. 2000a. Diachronic biology meets Evo-Devo: C.H. Waddington´s approach to evolutionary developmental biology. *The American Zoologist,* 40: 729-737.

GILBERT, S.F. 2000b. **Developmental biology.** Sixth edition. Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, Massachusetts, USA.

GILBERT, S.F. 2003. The morphogenesis of evolutionary developmental biology. *International Journal of Developmental Biology,* 47: 467-477.

GILBERT, S.F. 2010. **Developmental biology.** 9th edition. Sinauer Associates, Inc. New York.

GILBERT, S.F., OPITZ, J.M. and R.A. RAFF. 1996. Resynthesizing evolutionary and developmental biology. *Developmental Biology,* 13: 357-372.

GILBERT, S.F. and S. SARKAR. 2000. Embracing complexity: organicisms for the 21st century. *Developmental Dynamics,* 219: 1-9.

GILBERT, S.F. and D. EPEL. 2009. **Ecological Developmental Biology. Integrating epi-**

genetics, medicine, and evolution. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.

GILBERT, S.F., J. SAPP and A. TAUBER. 2012. A symbiotic view of life: we have never been individuals. *Quarterly Review of Biology,* 87: 325-341.

GILLON, J. 2000. Feedback on Gaia. *Nature,* 406: 685-686.

GIORDANO, J., G. YONGCHAO, Y. GELFAND, G. ABRUSÁN, G. BENSON and P.E. WARBURTON. 2007. Evolutionary history of mammalian transposons determined by genome-wide defragmentation. *PLOS Computational Biology,* 3: 7,e137.

GLADYSHEV, E.A., M. MESELSON and I.R. ARKHIPOVA. 2008. Massive horizontal gene transfer in bdelloid rotifers. *Science,* 320: 1210-1213.

GLANSDORFF, N., Y. XU and B. LABEDAN. 2009. The origin of life and the last universal ancestor: do we need a change of perspective? *Research in Microbiology,* 160: 522-528.-

GLENNER, H., J.T. HÙEG, J.J. O'BRIEN and T.D. SHERMAN. 2000. Invasive vermigon stage in the parasitic barnacles *Loxothylacus texanus* and *L. panopaei* (Sacculinidae): closing of the rhizocephalan life-cycle. *Marine Biology,* 136: 249-257.

GLICKMAN, S.E. 2009. Charles Darwin, Alfred Russel Wallace, and the evolution/creation of the human brain and mind. *Gayana,* 73: 32-41.

GOLDENFELD, N. 2014. Looking in the right direction. Carl Woese and evolutionary biology. *RNA Biology,* 11: 248-253.

GOLDENFELD, N. and C.R. WOESE. 2007. Biology´s next revolution. *Nature,* 445: 369.

GOLDENFELD, N. and C. WOESE. 2011. Life is physics: evolution as a collective phenomenon far from equilibrium. *Annual Review of Condensed Matter Physics,* 2: 375-399.

GOLDSCHMIDT, R. 1940. **The material basis of evolution.** Reeditado en 1982 por Yale University Press. New Haven.

GOLLIHAR, J. M. LEVY and A.D. ELLINGTON. 2014. Many paths to the origin of life. *Science,* 343: 259-260.

GONÇALVES, V.F., J. STENDERUP, C. RODRÍGUES-CARVALHO, H.P. SILVA, H. GONÇALVES-DORNELAS *et al.* 2013. Identification of polynesian mtDNA haplogroups in remains of Botocudo amerindians from Brazil. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 110: 6465-6469.

GÓNGORA, J., N.J. RAWLENCE, V.A. MOBEGI, H. JIANLIN, J.A. ALCALDE *et al.* 2008. Indo-european and Asian origins for chilean and Pacific chickens revealed by mtDNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 105: 10308-10313.

GONZÁLEZ-ITTIG, R.E., H.J. ROSSI-FRAIRE, G.E. CANTONI, E.R. HERRERO, R. BENEDETTI, M.H. GALLARDO and C.N. GARDENAL. 2010. Population genetic structure of long-tailed pygmy rice rats *(Oligoryzomys longicaudatus)* from Argentina and Chile based on the mitochondrial control region. *Canadian Journal of Zoology,* 88: 23-35.

GOTO, T. and M. MONK. 1998. Regulation of X-chromosome inactivation in development in mice and humans. *Microbiology and Molecular Biology Reviews,* 62: 362-378.

GOULD, S.J. 1977. **Ever since Darwin. Reflections in natural history.** W.W. Norton & Company, New York.

GOULD, S.J. 1980. Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology,* 6 119-130.

GOULD, S.J. 1981. **The mismeasure of man.** W.W. Norton & Company, New York.

GOULD, S. J. 1982. The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution. Pp. 83-104, In: **Perspectives on Evolution** (R. Milkman, ed.). Sinauer Associates, Inc. Massachusetts.

GOULD, S.J. 1985. The paradox of the first tier: an agenda for paleobiology. *Paleobiology,* 11: 2-12.

GOULD, S.J. 1985. Not necessarily a wing. *Natural History,* 94: 12-25.

GOULD, S.J. 1989. **Wonderful life. Burgess Shale and the nature of history.** W.W. Norton & Company, New York.

GOULD, S.J. 2002. The structure of evolutionary theory. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

GOULD, S.J. and N. ELDREDGE. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology,* 3: 115-151.

GOULD, S.J. and R.C. LEWONTIN. 1979. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proceedings of the Royal Society of London, 205: 581-598.

GRAHAM, L.E., M.E. COOK and J.S. BUSSE. 2000. The origin of plants: body plan changes contributing to a major evolutionary radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 97: 4535-4540.

GRANDE, L. and O. RIEPPEL. 1994. **Interpreting the hierarchy of nature. From systematic patterns to evolutionary process theories.** Academic Press, San Diego.

GRASSÉ, P.P. 1977. **Evolution of living organisms. Evidence for a new theory of transformation.** Academic Press, New York.

GRAU-BOVÉ, X., A. SEBÉ-PEDRÓS and I. RUIZ-TRILLO. 2014. The eukaryotic ancestor had a complex ubiquitin signaling system in archaeal origin. *Molecular Biology and Evolution,* 32: 726-739.

GRAVES, J.A.M. 2006. Sex chromosome specialization and degeneration in mammals. *Cell,* 124: 901-914.

GREEN, D.M. 1991. Chaos, fractals and nonlinear dynamics in evolution and phylogeny. *Trends in Ecology and Evolution,* 10: 333-337.

GREENBERG, M.J. 1993. **Euclidean and non-Euclidean geometries. Development and history.** 3° Ed. W.H. Freeman and Company, New York.

GREEN, R.E., KRAUZE, J., BRIGGS, A.W., MARICIC, T., U. STENZEL *et al.,* 2010. A draft sequence of the Neandertal genome. *Science,* 328:710-722.

GREGORY, T.R. 2000. Nucleotypic effects without nuclei: genome size and erythrocyte size in mammals. *Genome,* 43: 895-901.

GREGORY, T.R. 2001. Coincidence, coevolution, or causation? DNA content, cell size, and the C-value enigma. *Biological Reviews,* 76: 65-101.

GRIFFITHS, P.E. 1994. Cladistic classification and functional explanation. *Philosophy of Science,* 61: 206-227.

GRIFFITHS, P.E. 1997. Darwin´s theory—the semantic view. *Biology and Philosophy,* 12: 421-426

GROSS, CH.G. 1993. Huxley versus Owen: the *Hippocampus minor* and evolution. *Trends in Neurosciences,* 16: 493-498.

GROSS, J. and D. BHATTACHARYA. 2009. Mitochondrial and plastid evolution in Eukaryotes: and outsiders´ perspective. *Nature Reviews Genetics,* 10: 495- 505.

GRUMMT, I. and C.S. PIKAARD. 2003. Epigenetic silencing of RNA polymerase I transcription. *Nature Reviews in Molecular and Cell Biology,* 4: 641- 649.

GRÜTZNER, F., W. RENS, E. TSEND-AYUSH *et al.* 2004. In the *Platypus* a meiotic chain of ten sex chromosomes shares genes with the bird Z and mammal X chromosomes. *Nature,* 432: 913-917.

GU, X. W.Y. WANG and J. GU. 2002. Age distribution of gene families show significant roles of both large- and small-scale duplications in vertebrate evolution. *Nature Genetics,* 31: 205-209.

GUC-SCEKIC, M., J. MILASIN, M. STEVANOVIC, J.L. STOJANOV and M. DJORJEVIC. 2002. Tetraploidy in a 26-month old girl (cytogenetic and molecular studies). *Clinical Genetics,* 61: 62-65.

GUY, L, J.M. SAW and T.J.G. ETTEMA. 2014. The archaeal legacy of eukaryotes: a phylogenomics perspective. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology,* 6: a016022.

HAAG E.S. and A.V. DOTY. 2005. Sex determination across evolution: connecting the dots. *PLoS Biology,* 3: e21.

HABIBI, L., M. PEDRAM, A. A.AMIRPHIROZY and K.BONYADI. 2015. Mobile DNA elements: the seeds of organic complexity on earth. *DNA and Cell Biology,* 34: 597-609.

HALANYCH, K.M. 2004. The new view of animal phylogeny. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 35: 229-256.

HALL, B.K. 2000. Balfour, Garstang and de Beer: the first century of evolutionary embriology. *The American Zoologist,* 40: 718-728.

HALL, T.D. 1995. Influence of Malthus and Darwin on the European elite. http://inthesenewtimes.com/2008/08/04/influence-ofmalthus-and-darwin-on-the-european-elite/

HALLEY, J.D. and D.A. WINKLER. 2008. Consistent concepts of self-organization and self-assembly. *Complexity,* 14: 10-17

HALLGRIMSSON, B., H.A. JAMNICZKY, N.M. YOUNG, C. ROLIAN, U. SCHMIDT-OTT and R. MARCUCIO. 2012. The generation of variation and the developmental basis for evolutionary novelty. *Journal of Experimental Zoology (Molecular Developmental Evolution),* 318B: 501-517.

HALVORSON, H. 2012. What scientific theories could not be. *Philosophy of Science,* 79: 183-206.

HAMDEN-TURNER, CH. 1981. **Maps of the mind. Charts and concepts of the mind and its labyrinths.** Mitchell Beazley Publishers Limited, London, 224 pp.

HAN, J.S., S.T. SZAK and J.D. BOEKE. 2004. Transcriptional disruption by the L1 retrotransposon and implications for mammalian transcriptomes. *Nature,* 429: 268-274.

HAROLD, F.M. 2001. **The way of the cell. Molecules, organisms and the order of life.** Oxford University Press, New York.

HART, M.W. and R.K. GROSBERG. 2009. Caterpillars did not evolve from onychophorans by hybridogenesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 106: 19906-19909.

HARTL, D.L. and V. OREL. 1992. What did Gregor Mendel think he discovered? *Genetics* 131: 245-253

HARTL, D.L. and A.G. CLARK. 1998. **Principles of population genetics.** Sinauer Associated, Inc. Sunderland, Massachusetts, 3rd edition.

HASSANIN, A. 2006. Phylogeny of Arthropoda inferred from mitochondrial sequences: strategies for limiting the misleading effects of multiple changes in pattern and rates of substitution. *Molecular Phylogenetics and Evolution,* 38: 100-116.

HAYDEN, E.CH. 2013. African genes traced back. *Nature,* 500: 514.

HE, D. *et al.* 2014. An alternative root for the Eukaryote tree of life. *Current Biology* 24: 465–470.

HEDGES, S.B. and S. KUMAR. 2003. Genomic clocks and evolutionary timescales. *Trends in Genetics,* 19: 200-206.

HEDRÉN, M. 2003. Plastid DNA variation in the *Dactylorhiza incarnata/maculata* polyploid complex and the origin of allotetraploid *D. sphagnicola* (Orchidae). *Molecular Ecology,* 12: 2669-2680.

HEGARTY, M.J. and S.J. HISCOCK. 2008. Genomic clues to the evolutionary success of polyploid plants. *Current Biology,* 18, R435-R444

HEJNOL, A., M. OBST, A. STAMATAKIS, M. OTT, G.W. ROUSE *et al.* 2009. Assessing the root of bilaterian animals with scalable phylogenomic methods. *Proceedings of the Royal Society B,* 276: 4261-4270.

HENNIG, W. 1956. **Elementos de una sistemática filogenética.** Manuales de Eudeba (traducción, 1968). Editorial Universitaria de Buenos Aires.

HENNING, F. and A. MEYER. 2014. The evolutionary genomics of Cichlid fishes: explosive speciation and adaptation in the postgenomic era. *Annual Reviews of Genomics and Human Genetics,* 15: 417-441.

HEUSER, K.J. 1983. Quaternary pollen from laguna de Tagua-Tagua, Chile. *Science* 219: 1429-1432.

HEWITT, G. 2000. The genetic legacy of the quaternary ice ages. *Nature* 405: 907-913.

HIEBERT, L.S. and S.A. MASLAKOVA. 2015. *Hox* genes pattern the anterior-posterior axis of the juvenile but not the larva in a maximally indirect developing invertebrate, *Micrura alaskensis* (Nemertea). *BMC Biology,* 13:23.

HILTON-JALLION, O. *et al.* 2004. Genome duplication in the teleost fish *Tetraodon nigroviridis* reveals the early vertebrate proto-karyotype. *Nature,* 431: 946-957.

HIMES, C.M.T., M.H. GALLARDO and G.J. KENAGY. 2008. Historical biogeography and post-glacial recolonization of South American temperate rain forest by the relictual marsupial *Dromiciops gliroides. Journal of Biogeography,* 35: 1415–1424.

HINCHLIFF, C.E., A.A. SMITH, J.F. ALLMAN, J.G. BUERLEIGH, R. CHAUDHARY *et al.,* 2015. Synthesis of phylogeny and taxonomy into a comprehensive tree of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 112: 12764–12769.

HO, S.Y.W. and G. LARSON. 2006. Molecular clocks: when times are changing. *Trends in Genetics,* 22: 79-83.

HODGE, M.J.S. 2009. Capitalist contexts for Darwinian theory: land, finance, industry and empire. *Journal of the History of Biology,* 42:399-416.

HOEC, J.T. 1995. The biology and life cycle of the Rhizocephala (Cirripedia). *Journal of the Marine Association of the United Kingdom,* 75: 517-550.

HOEKSTRA, H.E. and J.A. COYNE. 2007. The locus of evolution: Evo-Devo and the genetics of adaptation. *Evolution,* 61: 995-1016.

HOEN, D.R and T.E. BUREAU. 2015. Discovery of novel genes derived from transposable elements using integrative genomic analysis. *Molecular Biology and Evolution,* 32: 1487-1506.

HOKAMP K., MCLYSAGHT A. and K.H. Wolfe. 2003. The 2R hypothesis and the human genome sequence. *Journal of Structural and Functional Genomics,* 3: 95-110.

HOLDER, M. and P.O. LEWIS. 2003. Phylogeny estimation: traditional and bayesian approaches. *Nature Genetics,* 4: 275-284.

HOLLAND, J.W., B. OKAMURA, H. HARTIKAINEN and C.J. SECOMBES. 2011. A novel minicollagen links cnidarians with myxozoans. *Proceedings of the Royal Society B,* 278: 546-553.

HOLLAND, L.Z., R. ALBALAT, K. AZUMI, E. BENITO-GUTIÉRREZ, M.J. BLOW *et al.* 2008. The amphioxus genome illuminates vertebrate origins and cephalochordate biology. *Genome Research,* 18: 1100-1111.

HOLLAND, N.D. and J. CHEN. 2001. Origin and early evolution of the vertebrates: new insights in molecular biology, anatomy and paleontology. *Bioessays,* 23: 142-151.

HOLLAND, N.D., L.Z. HOLLAND and P.W.H. HOLLAND. 2015. Scenarios for the making of vertebrates. *Nature,* 520: 450-455.

HOLLAND, P.W. and J. GARCÍA-FERNÁNDEZ. 1996. *Hox* genes and chordate evolution. *Developmental Biology,* 173: 382-395.

HOLLAND, P.W., R.R. COPLEY, E.A. SNELL, R.F. FURLONG and P.M. AGAPOV. 2002. Exploiting genomics in evolutionary developmental biology. *International Congress Series,* 1246: 217-229.

HOLLOWAY, A.K., D.C. CANNATELLA, H.C. GERHARDT and D.M. HILLIS. 2006. Polyploids with different origins and ancestors form a single sexual polyploid species. *The American Naturalist,* 167: E88–E101.

HONEYCUTT, R.L., D.L. ROWE and M.H. GALLARDO. 2003. Molecular systematics of the South American caviomorph rodents: relationships among species and genera in the family Octodontidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution,* 26: 476-489.

HONMA, T. and GOTO, K. 2000. The *Arabidopsis* floral homeotic gene *Pistillata* is regulated by discrete CIS-elements responsive to induction and maintenance signals. *Development,* 127: 2021-2030.

HONMA, T. AND GOTO, K. 2001. Complexes of Mads-Box proteins are sufficient to convert leaves into floral organs. *Nature,* 409, 525-529.

HORI, K., F. MARUYAMA, T. FUJISAWA, T. TOGASHI, N. YAMAMOTO *et al.* 2014. *Klebsormidium flaccidum* genome reveals primary factors for plant terrestrial adaptation. *Nature Communications,* 5: 3978.

HOORN, C. 1994. An environmental reconstruction of the Paleo-Amazon river system (middle-late Miocene, NW Amazonia). *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology,* 112: 187-238.

HOORN, C., F.P. WESSELINGH, H. STEEGE, M.A. BERMUDEZ, A. MORA *et al.* 2010. Amazonia through time: andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science,* 330: 927-931.

HORAN, B.L. 1988. Theoretical models, biological complexity and the semantic view of theories. *Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association,* 2: 265-277.

HORNSTEIN, E. and N. SHOMRON. 2006. Canalization of development by microRNAs. *Nature Genetics Supplement,* 38: S20-S24.

HOWARD D.J. and S.H. BERLOCHER. 1998. **Endless forms. Species and speciation.** Oxford University Press, New York.

HUCHON, D. and E.J.P. DOUZERY. 2001. From the old world to the new world: a molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of hystricognath rodents. *Molecular Phylogenetics and Evolution,* 20: 238-251.

HUG, N. and J. LINGNER. 2006. Telomere length homeostasis. *Chromosoma,* 115: 413-425.

HUGHES, A.L. 2007. Looking for Darwin in all the wrong places: the misguided quest for positive selection at the nucleotide sequence level. *Heredity,* 99: 364-373.

HUGHES, A.L. 2008. The origin of adaptive phenotypes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 105: 13193-13194.

HUGHES A.L. and M.K. HUGHES. 1995. Small genomes for better flyers. *Nature,* 377: 391.

HULL, D.L. 1973. **Darwin and his critics. The reception of Darwin´s theory of evolution by the scientific community.** University of Chicago Press, Chicago.

HULL, D.L. 1997. A matter of individuality. Pp. 335-360, In: **Conceptual Issues in Evolutionary Biology** (E. Sober, ed.), 2º edition. A Bradford Book, The MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

HUMBOLDT, A.V. 2011. **Cosmos. Ensayo de una Descripción Física del Mundo**. Los Libros de la Catarata; CSIC, España; Centro de Investigaciones Diego Barros Arana, DIBAM, Chile.

HUNT, P. and P. SASSONE-CORSI. 2007. Riding tandem: circadian clocks and the cell cycle. *Cell,* 129: 461-464.

HUSNIK F., N. NIKOH, R. KOGA, L. ROSS, R.P. DUNCAN *et al.* 2013. Horizontal gene transfer from diverse bacteria to an insect genome enables a tripartite nested mealybug symbiosis. *Cell,* 153: 1567-1578.

HUSON, D.H. and D. BRYANT. 2006. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. *Molecular Biology and Evolution,* 23: 254-267.

HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *American Naturalist,* 93:145-159.

HUXLEY, T.H. 1860. The origin of species. http://www.stephenjaygould.org.library/huxley_selection.html.

HUXLEY, J. 1943. **Evolution. The new synthesis.** Traducción Editorial Losada, Buenos Aires, 1965.

HYMAN, L.H. 1940. **The invertebrates: Protozoa through Ctenophora.** McGraw-Hill, New York.

IKEHARA, K. 2014. [Gadv]-protein world hypothesis on the origin of life. *Origins of Life and the Evolution of the Biosphere,* 44: 299-302.

IMAI, S., T. SASAKI, A. SHIMUZU, S. ASAKAWA, H. HORI and N. SHIMIZU. 2007. The genome size

of medaka *(Oryzias latipes)* and fugu *(Takifugu rubripes). Genes and Genetic Systems,* 82: 135-144.

INTERNATIONAL CHICKEN GENOME SEQUENCING CONSORTIUM. 2004. Sequence and comparative analysis of the chicken genome provide unique perspective on vertebrate evolution. *Nature,* 432: 695-716.

ITAYA, M. and T. TANAKA. 1997. Experimental surgery to create subgenomes of *Bacillus subtilis* 168. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 94: 5378-5382.

IVANCEVIC, A.M., A.M. WALSH, R.D. KORTCHAK and D.L. ADELSON. 2013. Jumping the fine line between species: horizontal gene transfer of transposable elements in animals catalizes genome evolution. *Bioessays,* 35: 1071-1082.

JABLONSKA, E. and M.J. LAMB. 2002. The changing concept of epigenetics. *Annals of the New York Academy of Sciences,* 981: 82-96.

JABLONSKI, D. 2000. Micro- and macroevolution: scale and hierarchy in evolutionary biology and paleobiology. *Paleobiology,* 26: 15-52.

JACHIET, P.A., P. COLSON, P. LÓPEZ and E. BAPTESTE. 2014. Extensive gene remodeling in the viral world: new evidence for nongradual evolution in the mobilome network. *Genome Biology and Evolution,* 6: 2195-2205.

JAENISCH, R. and A. BIRD. 2003. Epigenetic regulation of gene expression: how the genome integrates intrinsic and environmental signals. *Nature Genetics Supplement,* 33: 245-254.

JAILLON, O. *et al.* 2004. Genome duplication in the teleost fish *Tetraodon nigroviridis* reveals the early vertebrate proto-karyotype. *Nature,* 431: 946-957.

JANDZIK, D., A.T. GARNETT, T.A. SQUARE, M.V. CATTELL JR, K. YU and D.M. MEDEIROS. 2015. Evolution of the new vertebrate head by co-option of an ancient chordate skeletal tissue. *Nature,* 518: 534-537.

JIAO, Y. N.J. WICKETT, S. AYYAMPALAYAM, A.S. CHANDERBALI, L. LANDHERR, P.A. RALPH *et al.* 2011. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature,* 473: 97-102.

JIAO, Y., J. LEEBENS-MACK, S. AYYAMPALAYAN, J.E. BOWERS, M.B. MAKAIN *et al.* 2012. A genome triplication associated with early diversification of the core eudicots. *Genome Biology,* 13: R3.

JIAO, Y. and A.H. PATERSON. 2014. Polyploidy-associated genome modifications during land plant evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 369: 20130355.

JOINT, A., J.A. DOWNIE and P. WILLIAMS. 2007. Bacterial conversations: talking, listening and eavesdropping: an introduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 362: 1115-1117.

JONAS, H. 2000. **El principio vida. Hacia una biología filosófica.** Simanca Ediciones, S.A. Valladolid.

JONES, N. and I. PASAKINSKIENE. 2004. Genome conflict in the gramineae. *New Phytologist,* 165: 391-410.

JURKA, J., W. BAO and K.K. KOJIMA. 2011. Families of transposable elements, population structure and the origin of species. *Biology Direct,* 6: 44.

KARGINOV, F.V. AND G.J. HANNON. 2010. The Crispr system: small RNA-guided defense in Bacteria and Archaea. *Molecular Cell,* 37: 7-19.

KARNANI, M. and A. ANNILA. 2009. Gaia again. *Biosystems,* 95: 82-87.

KATZ, L.A., J.R. GRANT, L.W. PARFREY and J.G. BURLEIGH. 2012. Turning the crown upside down: gene tree parsimony roots the Eukaryotic tree of life. *Systematic Biology,* 61: 653–660.

KAUFFMAN, S.T. 1993. **The origins of order. Self-organization and selection in evolution.** Oxford University Press, New York.

KAUFFMAN, S.T. 1995. **At home in the universe. The search for laws of selforganization and complexity.** Oxford University Press, New York.

KEELING, P.J., G. BURGER, D.G. DURNFORD, B.F. LAND, R.W. LEE, R.E. PEARLMAN, A.J. ROGER and

M.W. GRAY. 2005. The tree of eukaryotes. *Trends in Ecology and Evolution,* 20: 670-676.

KEELING, P.J. and J.D. PALMER. 2008. Horizontal gene transfer in eukaryotic evolution. *Nature Reviews Genetics,* 9: 605-618.

KELLIS, M., B.W. BIRREN and E.S. LANDER. 2004. Proof and evolutionary analysis of ancient genome duplication in the yeast *Saccharomyces cerevisiae*. *Nature,* 428: 617-624.

KEMP, T.S. 2006a. The origin of mammalian endothermy: a paradigm for the evolution of complex biological structure. *Zoological Journal of the Linnean Society,* 147: 473-478.

KEMP, T.S. 2006b. The origin and early radiation of the therapsid mammal-like reptiles: a paleobiological hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology,* 19: 1231-1247.

KEMP, T.S. 2007a. The concept of correlated progression as the basis of a model for the evolutionary origin of major new taxa. *Proceedings of the Royal Society B,* 274: 1667-1673.

KEMP, T.S. 2007b. The origin of higher taxa: macroevolutionary processes, and the case of the mammals. *Acta Zoologica,* 88: 3–22.

KENRICK, P. and P.R. CRANE. 1997. The origin and early evolution of plants on land. *Nature,* 389: 33-39.

KENYON, A.K. 2000. Darwin´s joint paper. *CEN Technical Journal,* 14: 72-73.

KHAITOVICH, P., I. HELLMANN, W. ENAR, K. NOWICK, M. LEINWEBER, H. FRANZ, G. WEISS, M. LANCHMANN and S. PÄÄBO. 2005. Parallel patterns of evolution in the genomes and transcriptomes of humans and chimpanzees. *Science,* 309: 1850-1854.

KILLIAN, J.K., T.R. BUCKLEY, N. STEWART, B.L. MUNDAY and R.L. JIRTLE. 2001. Marsupials and eutherians reunited: genetic evidence for the theria hypothesis of mammalian evolution. *Mammalian Genome,* 12: 513–517.

KIMURA, M. 1983. **The neutral theory of molecular evolution.** Cambridge University Press, Cambridge.

KING, M. 1993. **Species evolution. The role of chromosome change.** Cambridge University Press, Cambridge.

KIRSCHNER, J.W. 2003. The Gaia hypothesis: conjectures and refutations. *Climatic Change,* 58: 21-45.

KNAPP, M., K. STÖCKLER, D. HAVELL, F. DELSUC, F. SEBASTIANI and P.J. LOCKHART. 2005. Relaxed molecular clock provides evidence for long-distance dispersal of *Nothofagus* (southern beech). *PLOS Biology,* 3: e-14.

KNIGHT, C.G., N. ZITZMANN, S. PRABHAKAR, R. ANTROBUS, R. DWEK, H. HEBESTREI and P.B. RAINEY. 2006. Unraveling adaptive evolution: how a single point mutation affects the protein coregulation network. *Nature Genetics,* 38: 1015- 1022.

KNOLL, A.H. 2011. The multiple origins of complex multicellularity. *Annual Review of Earth and Planetary Science,* 39: 217-239.

KOBAYASHI, T., F. YAMADA, T. HASHIMOTO, S. ABE, Y. MATSUDA and A. KUROIWA. 2008. Centromere repositioning in the X chromosome of XO/XO mammals, Ryukyu spiny rat. *Chromosome Research,* 16:587–593.

KOENEMANN, S., R.A. JENNER, M. HOENEMANN, T. STEMMEA and B.M. VON REUMONT. 2010. Arthropod phylogeny revisited, with a focus on Crustacean relationships. *Arthropod Structure & Development,* 39: 88-110.

KOHN, M.J., H. KEHRER-SAWATZKY, W. VOGEL, J.A.M. GRAVES and H. HAMEISTER. 2004. Wide genome comparisons reveal the origin of the human X chromosome. *Trends in Genetics,* 12: 598-603.

KOHN, M.J. HÖGEL, W. VOGEL, P. MINICH, H. KEHRER-SAWATZKY, J.A.M. GRAVES and H. HAMEISTER. 2006. Reconstruction of a 450-My-old ancestral vertebrate karyotype. *Trends in Genetics,* 22: 203-210.

KONDO, S. and T. MIURA. 2010. Reaction-diffusion model as a framework for understanding

biological pattern formation. *Science,* 329, 1616-1620.
KOONIN, E.V. 2007. The biological Big Bang model for the major transitions in evolution. *Biology Direct,* 2: 21.
KOONIN, E.V. 2010. The origin and early evolution of eukaryotes in the light of phylogenomics. *Genome Biology,* 11: 209-220
KOONIN, E.V. 2011. Are there laws of genome evolution? *PLOS Computational Biology,* 7: e1002173.
KOONIN, E.V. 2012. **The logic of chance: the nature and origin of biological evolution**. Pearson Education, Inc., New Jersey.
KOONIN, E.V. 2014. Carl Woese´s vision of cellular evolution and the domains of life. *RNA Biology,* 11: 197-204.
KOONIN, E.V. and Y.I. WOLF. 2009. Is evolution darwinian or/and lamarckian? *Biology Direct,* 4: 42.
KOONIN E.V. and Y.I. WOLF. 2012. Evolution of microbes and viruses: a paradigm shift in evolutionary biology? *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology,* 2: 1-15.
KOONIN E.V. and K.S. MAKAROVA. 2013. Crispr-CAS. Evolution of an RNA-based adaptive immunity system in prokaryotes. *RNA Biology,* 10: 679.686.
KOONIN, E.V. and L. WOLF. 2015. Evolution of the CRISPR-CAS adaptive immunity systems in prokaryotes: modes and observations on virus-host coevolution. *Molecular Biosystems,* 11: 20-27.
KREIMER, A., E. BORENSTEIN, U. GOPHNA and E. RUPPIN. 2008. The evolution of modularity in bacterial metabolic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 105: 6976-6981.
KROPOTKIN, P. 1972. **Mutual aid: a factor of evolution.** New York University Press, New York.
KRUPOVIC, M., N. ZHI, J. LI, G. HU, E.V. KOONIN, S. WONG *et al.* 2015. Multiple layers of chimerism in a single-stranded DNA virus discovered by deep sequencing. *Genome Biology,* 74: 993-1001.
KU, CH., S. NELSON-SATHI, M. ROETTGER, S. GARG, E. HAZKANI-COVO and W.F. MARTIN. 2015. Endosymbiotic gene transfer from prokaryotic pangenomes: inherited chimerism in eukaryotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 112: 10139–10146.
KUMAR, S. 2005. Molecular clocks: four decades of evolution. *Nature Review Genetics,* 6: 654-661.
LACEY, E.A., J.E. MALDONADO, J.P. CLABAUGH and M.D. MATOCQ. 1999. Interspecific variation in microsatellites isolated from Tuco-tucos (Rodentia: Ctenomyidae). *Molecular Ecology,* 8: 1754–1756,
LAMARCK, J.B. 1986. **Filosofía zoológica.** Traducción de la primera edición de 1809. Editorial Alta Fulla, Barcelona, España.
LANDE, R. 1979. Effective deme size during long-term evolution estimated from rates of chromosomal rearrangements. *Evolution,* 33: 234-251.
LAPIERRE, P. and J.P. GOGARTEN. 2009. Estimating the size of the bacterial pan-genome. *Trends in Genetics,* 25: 107-110.
LARROUX, C., G.N. LUKE, P. KOOPMAN, D.S. ROKHSAR,S. M. SHIMELD and B.M. DEGNAN. 2008. Genesis and expansion of Metazoan transcription factor gene classes. *Molecular Biology and Evolution,* 25: 980-996.
LAU, E. 2015. Breaking Mendelian inheritance with Crispr-CAS. *Nature Reviews Genetics,* 16: 258-259.
LAWLER, A. 2011. The humbuggery of Charles Darwin. http://www.larouchepub.com/eiw/public/2011/eirv38n46-20111125/61-81_3846.pdf
LAWTON-RAUH, A.L., E.R. ÁLVAREZ-BUYLLA and D. PURUGGANAN. 2000. Molecular evolution of flower development. *Trends in Ecology and Evolution,* 15: 144-149.

LEE, M.S.Y. 1999. Circularity, evolution, systematics… and circularity. *Journal of Evolutionary Biology,* 12: 724-734.

LEGENDRE, P. 2000. Reticulate evolution: from bacteria to philosopher. *Journal of Classification,* 17: 153-157.

LENTON, T.M. 2014. A philosophical look at Gaia. *Bioscience,* 64: 455-456.

LENTON, T.M. and W. VON BLOH. 2001. Biotic feedback extends the life span of the biosphere. *Geophysics Research Letters,* 28: 1715-1718.

LENTON, T.M. and D.W. WILKINSON. 2003. Developing the Gaia theory. *Climatic Change,* 58: 1-12.

LESLIE, M. 2001. Into the limelight. *Science,* 294: 2059.

LESSIOS, H.A. 1998. The first stage of speciation as seen in organisms separated by the isthmus of Panama. Pp. 186-201. In: **Endless Forms. Species and Speciation** (D.J. Howard and S.H. Berlocher, eds.). Oxford University Press, New York.

LEWONTIN, R.C. 1972. Testing the theory of natural selection. *Nature,* 236: 181-182.

LEWONTIN, R.C. 1984. Adaptation. Pp. 64-84. In: **Conceptual issues in evolutionary biology** (Sober E., ed.). MIT Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

LEWONTIN, R. 2000. **The triple helix: gene, organism, and environment.** Harvard University Press, London.

LI, F-W., J.C. VILLARREAL, S. KELLY, C.J. ROTHFELS, M. MELKONIAN *et al.* 2014. Horizontal gene transfer of an adaptive chimeric photoreceptor from bryophytes to ferns. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 111: 6672-6677.

LI, W-H. 1997. **Molecular evolution.** Sinauer Associates, Inc., Publishers. Sunderland, Massachusetts.

LI, W-H. and M.A. SAUNDERS. 2005. The chimpanzee and us. *Nature,* 437: 50-51.

LI, W-H, Z. GU, H. WANG and A. NEKRUTENKO. 2001. Evolutionary analyses of the human genome. *Nature,* 409: 847-849.

LIEBERMAN, B.S. and N. ELDREDGE. 2014. What is punctuated equilibrium? What is macroevolution? A response to Pennell *et al. Trends in Ecology and Evolution,* 29: 185-186 *Trends in Ecology and Evolution,* 29: 185-186.

LIM, K.Y., D.E. SOLTIS, P.S. SOLTIS, J. TATE, R. MATYASEK, H. SRUBAROVA *et al.* 2008. Rapid chromosome evolution in recently formed polyploids in *Tragopogon* (Asteraceae). *PLOS One,* 3: e3353

LIU, Y. 2007. Like father like son. *European Molecular Biology Organization,* 8: 798-803.

LIU, F.G.R. and M. MIYAMOTO. 1999. Phylogenetic assessment of molecular and morphological data for eutherian mammals. *Systematic Biology,* 48: 54-64.

LIU B., J.M. VEGA., G. SEGAL, S. ABBO, M. RODOVA and M. FELDMAN. 1998. Rapid genomic changes in newly synthesized amphiploids of *Triticum* and *Aegilops.* I. Changes in low-copy noncoding DNA sequences. *Genome,* 41: 272-277.

LIU, L. 2010. Evolutionism combined with spiritualism: A.R. Wallace´s approach. *Journal of Cambridge Studies,* 5: 16-26.

LIVINGSTONE, K. and L. RIESEBERG. 2003. Chromosomal evolution and speciation: a recombination-based approach. *New Phytologist,* 161: 107-112.

LLOYD, E.A. 1983. The nature of Darwin´s support for the theory of natural selection. *Philosophy of Science,* 50: 112-129.

LLOYD, E.A. 1986. Thinking about models in evolutionary theory. *Philosophica,* 37: 87-100.

LLOYD, D., J. WIMPENNY and A. VENABLES. 2010. Alfred Russel Wallace deserves better. *Journal of Biosciences,* 35: 339-349.

LOEWE, L. and S. SCHERER. 1997. Mitochondrial Eve: the plot thickens. *Trends in Ecology and Evolution,* 12: 422-423.

LOFTUS, B.I. ANDERSON, R. DAVIES, U.C.M. ALSMARK, J. SAMUELSON *et al.* 2005. The genome of

the protist *Entamoeba histolytica. Nature,* 433: 865-868.
LONGABAUGH, W. and H. BOLOURI. 2006. Understanding the dynamic behaviour of genetic regulatory networks by functional decomposition. *Current Genomics,* 7: 333-341.
LOVELOCK, J. 1979. **Gaia: a new look at life on Earth.** Oxford University Press, Oxford.
LOWE, C.J., D.N. CLARKE, D.M. MEDEIROS, D.S. ROKSHAR and J. GERHART. 2015. The deuterostome context of chordate origins. *Nature,* 520: 456-465.
LUO, Z-X. 2007. Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature,* 450: 1011-1019.
LYNCH, M. 2007. The frailty of adaptive hypotheses for the origins of organismal complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 104: 8597-8604.
LYNCH, M. 2011. Statistical inference on the mechanisms of genome evolution. *PLoS Genetics,* 7: e1001389.
LYNCH, M. and J.S. CONERY. 2003. The origins of genome complexity. *Science,* 302: 1401-1404.
LYNCH, V.J. and G.P. WAGNER. 2008. Resurrecting the role of transcription factor change in developmental evolution. *Evolution,* 62: 2131-2164.
LYNCH, V.J., R.D. LECLERC, G. MAY and G.P. WAGNER. 2011. Transposon-mediated rewiring of gene regulatory networks contributed to the evolution of pregnancy in mammals. *Nature Genetics,* 43: 1154-1159.
LYNCH, V.J., M.C. NNAMANI, A. KAPUSTA, K. BRAYER, S.L. PLAZA *et al.* 2015. Ancient transposable elements transformed the uterine regulatory landscape and transcriptome during the evolution of mammalian pregnancy. *Cell Reports,* 10: 551-561.
LYON, M.F. 1998. X-chromosome inactivation: a repeat hypothesis. *Cytogenetics and Cell Genetics,* 80:133–137.
MA, L-J., H.C. VAN DER DOES, K.A. BORKOVICH, J.J. COLEMAN and M.J. DABOUSSI. 2010. Comparative genomics reveals mobile pathogenicity chromosomes in *Fusarium. Nature,* 464: 367-373.
MACARTHUR, R.H. and E.O. WILSON. 1967. **The theory of island biogeography.** Monographs in Population Biology, Princeton University Press, New Jersey.
MADDISON, D.R., M. RUVOLO and D.L. SWOFFORD. 1992. Geographic origins of human mitocondrial DNA: phylogenetic evidence from control region sequences. *Systematic Biology,* 41: 11-124.
MADLUNG, A. 2013. Polyploidy and its effects on evolutionary success: old questions revisited with new tools. *Heredity,* 110: 99-104.
MAHER, B. 2008. Personal genomes: The case of the missing heritability. *Nature,* 456: 18-21.
MAHNER, M. and M. BUNGE. 1997. **Foundations of biophylosophy.** Springer-Verlag, Berlin.
MAKARENKOV, M. and P. LEGENDRE. 2004. From a phylogenetic tree to a reticulated network. *Journal of Computational Biology,* 11: 195–212.
MAKARENKOV, V., D. KEVORKOV and P. LEGENDRE. 2006. Phylogenetic network construction approaches. *Applied Mycology and Biotechnology,* 6: 61-97.
MALASPINAS, A-S., O. LAO, H. SCHROEDER, M. RASMUSSEN, M. RAGHAVAN *et al.* 2014. Two ancient human genomes reveal polynesian ancestry among the indigenous Botocudos of Brazil. *Current Biology,* 24: R1035-R1037.
MALLARINO, R. and A. ABZHANOV. 2012. Paths less traveled: Evo-Devo approaches to investigating animal morphological evolution. *Annual Reviews of Cell Developmental Biology,* 28: 743–763.
MALLET, J. 2005a. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology and Evolution,* 20: 229-237.
MALLET, J. 2005b. Speciation for the 21st century. *Heredity,* 95: 105-109.
MALLET, J. 2007. Hybrid speciation. *Nature,* 446: 279-283.

MALLET, J. 2008. Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B,* 363: 2971-2986.

MALLET. J. 2009. Alfred Russel Wallace and the Darwinian species concept: his paper on the swallowtail butterflies (Papilionidae) of 1865. *Gayana Suplement,* 73: 35-47.

MALLET, J. 2010. Group selection and the development of the biological species concept. *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 365: 1853-1863.

MALTHUS, T. 1798. **An essay on the principle of population, as it affects the future improvement of society with remarks on the speculations of Mr. Godwin, M. Condorcet, and other writers**. Printed for J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard, London.

MANIEU, C., M. GONZÁLEZ, J. LÓPEZ-FENNER, J. PAGE, E AYARZA, R. FERNÁNDEZ-DONOSO and S. BERRÍOS. 2014. Aneuploidy in spermatids of robertsonian (RB) chromosome heterozygous mice. *Chromosome Research,* 22:545–557.

MANN, CH. 1991. Lynn Margulis: science´s unruly Earth Mother. *Science,* 252: 378-381.

MARCHAL, J.A, M.J. ACOSTA, M. BULLEJOS, E. PUERMA, R. DÍAZ DE LA GUARDIA and A. SÁNCHEZ. 2006. Distribution of L1-retroposons on the giant sex chromosomes of *Microtus cabrerae* (Arvicolidae, Rodentia): functional and evolutionary implications. *Chromosome Research,* 14: 177-186.

MARES, M.A. 1985. Mammal faunas of xeric habitats and the Great American Interchange. Pp 489-520. In: **The Great American Biotic Interchange** (Stehli F.G., Webb S.D., eds.). New York: Plenum Publishing Corporation.

MARGULIS, L. 1998. **Symbiotic planet. A new look at evolution.** Basic Books, New York.

MARGULIS, L., M.F. DOLAN and R. GUERRERO. 2000. The chimeric eukaryote: origin of the nucleus from the karyomatigont in amitochondriate protists. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 97: 6954-6959.

MARGULIS, L. and D. SAGAN. 2001. The beast with five genomes. *Natural History Magazine.* http://www.naturalhistorymag.com/htmlsite/master.html?http://www.naturalhistorymag.com/htmlsite/0601/0601_feature.html

MARGULIS, L. and D. SAGAN. 2002. **Acquiring genomes. A theory of the origin of species.** Basic Books, New York.

MARGULIS, L. and M.F. DOLAN. 2002. **Early life. Evolution on the Precambrian Earth.** Jones and Barlett Publishers. Massachusetts.

MARKGRAF, V., M. MCGLONE and G. HOPE. 1995. Neogene paleoenvironmental and paleoclimatic change in southern temperate ecosystems–a southern perspective. *Trends in Ecology and Evolution,* 10: 143-147.

MARKOVA, M., E. MICHU, B. VYSKOT, B. JANOUSEK and J. ZLUVOVA. 2007. An interspecific hybrid as a tool to study phylogenetic relationships in plants using the GISH technique. *Chromosome Research,* 15: 1051-1059.

MARQUES-BONET, T. and E.E. EICHLER. 2009. The evolution of human segmental duplications and the core duplicon hypothesis. *Cold Spring Harbor Symposia in Quantitative Biology,* 74: 355-362.

MARTIN, W. 1999. Mosaic bacterial chromosomes: a challenge in route to a tree of genomes. *Bioessays,* 21: 99-104.

MARTIN, W.J. 2015. Chimpanzees inoculated with cytomegalovirus contaminated polio vaccines may explain origin of HIV-1. *Journal of Human Virology & Retrovirology,* 2: 00035.

MARTIN, W., T. RUJAN, E. RICHLY, A. HANSEN, S. CORNELSEN, T. LINS *et al.,* 2002. Evolutionary analysis of *Arabidopsis,* cyanobacterial, and chloroplast genomes reveals plastid phylogeny and thousands of cyanobacterial genes in the nucleus. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 99: 12246-12251.

MARTINS, E.P. 2000. Adaptation and the comparative method. *Trends in Ecology and Evolution,* 7: 296-299.

MARUYAMA, T. and P.A. FUERST. 1985a. Population bottlenecks and nonequilibrium models in population genetics. II. Number of alleles in a small population that was formed by a recent bottleneck. *Genetics,* 11: 675-689.

MARUYAMA, T. and P.A. FUERST. 1985b. Population bottlenecks and nonequilibrium models in population genetics. III. Genetic homozygosity in populations which experience periodic bottlenecks. *Genetics,* 111: 691-703.

MASLAKOVA, S.A. 2014. From the pilidium and back again–a larva´s journey. *The International Journal of Developmental Biology,* 58: 585-591.

MATURANA, H. y F. VARELA. 1972. **De máquinas y seres vivos. Una teoría sobre la organización biológica.** Editorial Universitaria, Santiago.

MATYASEK, R.K., Y. LIN and A.R. LEITCH. 2003. Ribosomal DNA evolution and gene conversion in *Nicotiana rustica*. *Heredity,* 91: 268-275.

MAYNARD SMITH, J. and G.R. PRICE. 1973. The logic of animal conflict. *Nature,* 246: 15-18.

MAYNARD SMITH, J. 1982. **Evolution and the theory of games.** Cambridge University Press, Cambridge.

MAYR, E. 1963. **Animal species and evolution.** Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

MAYR, E. 1969. **Principles of systematic zoology.** McGraw-Hill, New York.

MAYR, E. 1982. **The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance.** The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

MAYR, E. and R.J. O'HARA. 1986. The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution,* 40: 55-67.

MAYR, E. 1998. Two empires or three? *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 95: 9720-9723.

MCCUTCHEON, J.P. and N.A. MORAN. 2011. Extreme genome reduction in bacteria. *Nature Reviews Microbiology,* 10: 13-26.

MCINERNEY, J.O., D. PISANI, E. BAPTESTE and M.J. O´CONNELL. 2011. The public goods hypothesis for the evolution of life on Earth. *Biology Direct,* 6: 41.

MCINERNEY, J.O., M.J. O'CONNELL and D. PISANI. 2014. The hybrid nature of the eukaryota and a consilient view of life on earth. *Nature Reviews Microbiology,* 12: 449-455.

MCLYSAGHT A., K. HOKAM and K.H. WOLFE. 2002. Extensive genomic duplication during early chordate evolution. *Nature Genetics,* 31: 200-204.

MEAGHER, R.B., E.C. MCKINNEY and A.V. VITALE. 1999. The evolution of new structures. Clues from plant cytoskeletal genes. *Trends in Genetics,* 15: 278-284.

MEDINA, L.M. 2010. Two EvoDevos. *Biological Theory* 5: 7-11.

MEDINI, D., C. DONATTI, H. TETTELIN, V. MASIGNANI and R. RAPPUOLI. 2005. The microbial pangenome. *Current Opinion in Genetics and Development,* 15: 589-594.

MEHRABI, R., A.H. BAHKALI, K.A. ABD-ELSALAM, M. MOSLEM, S.B. M´BAREK *et al.* 2011. Horizontal gene and chromosome transfer in plant pathogenic fungi affecting host range. *FEMS Microbiological Reviews,* 35: 542-554.

MEHTA, R.S. and P.C. WAINWRIGHT. 2007. Raptorial jaws in the throat help moray eels swallow large prey. *Nature,* 449: 79-82.

MENAND, B., K. YI, S. JOUANNIC, L. HOFFMANN, E. RYAN, P. LINDSTEAD, D.G. SCHAEFER and L. DOLAN. 2007. An ancient mechanism controls the development of cells with a rooting function in land plants. *Science,* 316: 1477-1480.

MEUSEMANN, K., B.M. VON REUMONT, S. SIMON, F. ROEDING, S. STRAUSS *et al.* 2010. A phylogenomic approach to resolve the arthropod tree of life. *Molecular Biology and Evolution,* 27:

2451-2464.

MEYER, A.B. 1895. How was Wallace led to the discovery of natural selection? (S516: 1895). http://peple.wku.edu/charles.smith/wallace/S516.htm.

MEYER, A. and Y. VAN DE PEER. 2003. «Natural Selection merely modified while redundancy created»–Susumu Ohno´s idea of the evolutionary importance of gene and genome duplications. *Journal of Structural and Functional Genomics,* 3: vii-ix.

MEYER, A. and Y. VAN DE PEER. 2005. From 2R to 3R: evidence for a *fishspecific* genome duplication (FSGD). *Bioessays,* 27: 937-945.

MIGHELL, A.J., N.R. SMITH, P.A. ROBINSON and A.F. MARKHAM. 2000. Vertebrate seudogenes. *FEBS Letters,* 468: 109-114.

MIKHAILOV, A.T. and S.F. GILBERT. 2002. From development to evolution: the reestablishment of the Alexander Kowalevsky medal. *International Journal of Developmental Biology,* 46: 693-698.

MIKHAILOV, A.T. 2005. Putting Evo-Devo into focus. *International Journal of Developmental Biology,* 49: 9-16.

MIKKELSEN, T.S., J.M. WAKEFIELD, B. AKEN, C.T. AMEMIYA *et al.* 2007. Genome of the marsupial *Monodelphis domestica* reveals innovation in non-coding sequences. *Nature,* 447: 167-178.

MIRA, A., A.B. MARTIN-CUADRADO, G. D´AURIA and F. RODRÍGUEZ-VALERA. 2010. The bacterial pan-genome: a new paradigm in microbiology. *International Microbiology,* 13: 45-57.

MIVART, ST.G. 1871. **Genesis of species.** D. Appleton and Company, New York.

MONGODIN, E., S.R. CASJENS, J.F. BRUNO, Y. XU, E.F. DRABEK *et al.* 2013. Inter- and intraspecific pan-genomes of *Borrelia burgdorferi* senso lato: genome stability and adaptive radiation. *BMC Genomics,* 14: 693.

MORELL, V. 1997. Microbiology´s scarred revolutionary. *Science,* 276: 699-702.

MORENO, E. 2012. Design and construction of ‹Synthetic Species›. PLoS ONE 7: e39054.

MORGAN, C.L. 1888. Natural selection and elimination. *Nature,* 38: 370.

MORGAN, T.H. 1916. The theory of the gene. *The American Naturalist,* 51: 513-544.

MORIN, E. 1977. **El método. La naturaleza de la naturaleza.** Ediciones Cátedra. Colección Teorema. Madrid.

MORIN, E. 1984. **Ciencia con consciencia.** Anthropos, Editorial del Hombre. Barcelona.

MORIN, E. 1998. **Introducción al pensamiento complejo.** Gedisa Editorial, Barcelona.

MORITZ, C., J.L. PATTON, C.J. SCHNEIDER and T.B. SMITH. 2000. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 31: 533-563.

MOROZ, L.L., K.M. KOCOT, M.R. CITARELLA, S. DOSUNG, T.P. NOREKIAN *et al.* 2014. The ctenophore genome and the evolutionary origins of neural systems. *Nature,* 510: 109-116.

MOUSE GENOME SEQUENCING CONSORTIUM. 2002. Initial sequencing and comparative analysis of the mouse genome. *Nature,* 420: 520-562.

MOUSTAFA, A., B. BESZTERI, U.G. MAIR, C. BOWLER, K. VALENTIN *et al.* 2009. Genomic footprints of a cryptic plastid endosymbiosis in diatoms. *Science,* 324: 1724-1726.

MOYLE L.C., C.P. JEWELL and J.L. KOSTYUN. 2014. Fertile approaches to dissecting mechanisms of premating and postzygotic reproductive isolation. *Current Opinion in Plant Biology,* 18: 16-23.

MURPHY, W.J., 2001. E. EIZIRIK, W.E. JOHNSON, Y.P. ZHANG, O.A. RYDER and S.J. O´BRIEN. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature,* 409: 614-618.

NADEAU, N.J. and C.D. JIGGINS. 2010. A golden age for evolutionary genetics? Genomic studies of adaptation in natural populations. *Trends in Genetics,* 847: 1-9.

NAKAMURA T., A. KUROIWA, C. NISHIDA-UMEHARA, K. MATSUBARA, F. YAMADA *et al.* 2007. Comparative chromosome painting map between two ryukyu spiny rat species, *Tokudaia*

osimensis and *Tokudaia tokunoshimensis* (Muridae, Rodentia). *Chromosome Research,* 15: 799-806.

NAKAMURA, Y., M TAKAIRA, E. SATO, K. KAWANO, O. MIYOSHI and N. NIIKAWA. 2003. A tetraploid liveborn neonate. Cytogenetic and autopsy findings. *Archives of Pathology and Laboratory Medicine,* 127: 1612-1614.

NAKANISHI, N., S. SOGABE and B.M. DEGNAN. 2014. Evolutionary origins of gastrulation: insights from sponge development. *BMC Biology,* 12:26.

NAOR, A. and U. GOPHNA. 2013. Cell fusion and hybrids in Archaea prospects for genome shuffling and accelerated strain development for biotechnology. *Bioengineering,* 4:3, 126–129.

NARUSE, K., M. TANAKA, K. MITA, A. SHIMA, J. POSTLETHWAIT and H. MITANI. 2004. A medaka gene map: the trace of ancestral vertebrate protochromosome revealed by comparative gene mapping. *Genome Research,* 14: 820-828.

NATURE. 2012. Editorial. *Nature,* 487: 406.

NAVARRO, A. and N.H. BARTON. 2003. Chromosomal speciation and molecular divergence-accelerated evolution in rearranged chromosomes. *Science,* 300: 321-324.

NEBDAL, M.A., HONEYCUTT, R.L. and D.A. SCHLITTER. 1996. Higher-level systematics of rodents (Mammalia: Rodentia): evidence from the mitochondrial 12S rRNA gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution,* 3: 201-237.

NEI, M. and S. KUMAR. 2000. **Molecular evolution and phylogenetics.** Oxford University Press, Inc. New York.

NEI, M., Y. SUZUKI and M. NOZAWA. 2010. The neutral theory of molecular evolution in the genomic era. *Annual Review of Genomics and Human Genetics,* 11: 12.1-12.25.

NELSON-SATHI, S., F.L. SOUSA, M. ROETTGER, N. LOZADA-CHÁVEZ, T. THIERGART *et al.* 2015. Origins of major archaeal clades correspond to gene acquisitions in bacteria. *Nature,* 517: 77-80.

NESNIDAL, M.P., M. HELMKAMPF, I. BRUCHHAUS, M. EL-MATBOULI and B. HAUSDORF. 2013. Agent of whirling disease meets orphan worm: phylogenomic analyses firmly place Myxozoa in Cnidaria. *PLOS One*, 8: e5476

NESPOLO, R.F. 2010. Is the evolutionary theory still useful? A review with examples. *Revista Chilena de Historia Natural,* 83: 479-485.

NESPOLO, R.F., L.D. BACIGALUPE, C.C. FIGUEROA, P. KOTEJA and J.C. OPAZO. 2011. Using new tools to solve an old problem: the evolution of endothermy in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution,* 26: 414-423.

NEVO, E. 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 10: 269-368.

NEWMAN, S.A. 2002. Developmental mechanisms: putting genes in their place. *Journal of Biosciences,* 27: 97-104.

NEWMAN, S.A. and G.B. MÜLLER. 2000. Epigenetic mechanisms of character origination. *Journal of Experimental Zoology (Molecular Developmental Evolution),* 288: 304-317.

NEWMAN, S.A. and BAHT, R. 2007. Genes and proteins: dogmas in decline. *Journal of Biosciences,* 32: 1041-1043.

NEWMAN, S.A. and R. BHAT. 2011. Lamarck´s dangerous idea. Pp. 157-169. In: **Transformations of Lamarckism: from subtle fluids to molecular biology** (S.B. Gissis and E. Jablonka, eds.). Vienna Series in Theoretical Biology, MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

NEWMAN, W.A. and D.P. ABBOTT. 1994. Cirripedia: the barnacles. In: **Barnacles: structure, function, development, and evolution.** Chapman and Hall, New York.

NICOLIS, G. and I. PRIGOGINE. 1977. **Self-organization in nonequilibrium systems: from dissipative structures to order through fluctuations.** John Wiley & Sons.

NIELSEN, M.G., K.A. WILSON, E.C. RAFF and R.A. RAFF. 2000. Novel gene expression patterns in

hybrid embryos between species with different modes of development. *Evolution & Development,* 2: 133–144.

NIELSEN, C. 2002. **Animal evolution. Interrelationships of the living phyla.** Oxford University Press, Oxford, U.K.

NIKAIDO, M., A.P. ROONEY and N. OKADA. 1999. Phylogenetic relationships among cetartiodactyls based on insertions of short and long interpersed elements: hippopotamuses are the closest extant relatives of whales. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA., 96: 10261–10266.

NILSSON, M.A., G. CHURAKOV, M. SOMMER, N. VAN TRAN, A. ZEMANN *et al.* 2010. Tracking marsupial evolution using archaic genomic retroposon insertions. PLOS Biology, 8: e1000436.

NOONAN, B.O. and P.T. Chippindale. 2006. Vicariant origin of malgasy reptiles supports late Cretaceous Antarctic land bridge. *The American Naturalist,* 168: 730-741.

NORAIS, C., A. MOISAN, C. GASPIN and B. CLOUET-D´ORVAL. 2013. Diversity of CRISPR systems in the Euryarchaeal pyrococcales. *RNA Biology,* 10: 659-670.

NOSIL P. and J.L. FEDER. 2012a. Genomic divergence during speciation: causes and consequences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 367: 332-342.

NOSIL, P. and J.L. FEDER. 2012b. Widespread yet heretogeneous genomic divergence. *Molecular Ecology,* 21: 2829-2832.

NOVACEK, M.J. 1992. Mammalian phylogeny: shaking the tree. *Nature,* 356: 121-125.

NOVACEK, M.J. 2001. Mammalian phylogeny: genes and supertrees. *Current Biology,* 11: R573-R575.

O´BRIEN, S.J., M.F. ROELKF, L. MARKER, A., NEWMAN, C.A. INKLER *et al.* 1985. Genetic basis for species vulnerability in the cheetah. *Science,* 227: 1428-1435.

O´BRIEN, S.J., D.F. WILDT, M. BUSH, T.M. CARO *et al.* 1987. East African cheetahs: evidence of two population bottlenecks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 84: 508-511.

O´BRIEN, S.J., J.C. MENNINGER and W.G. NASH (eds.). 2006. **Atlas of mammalian chromosomes.** Wiley-Liss, a John Wiley and Sons, Inc.,Publication, New Jersey.

OCHMAN, H., J.G. LAWRENCE and E.A. GROISMAN. 2000. Lateral gene transfer and the nature of bacterial evolution. *Nature,* 405: 299-304.

OHLSSON, R., A. PALDI and J.A. MARSHALL GRAVES. 2001. Did genomic imprinting and X chromosome inactivation arise from stochastic expression? *Trends in Genetics,* 17: 136-141.

OHNO, S. 1967. **Sex chromosomes and sex-linked genes.** Springer, Heidelberg.

OHNO, S., U. WOLF and N.B. ATKIN. 1968. Evolution from fish to mammals by gene duplication. *Hereditas,* 59: 169-187.

OJEDA, R.A., C.E. BORGHI, G.B. DIAZ, S.M. GIANNONI, M.A. MARES and J.K. BRAUN. 1999. Evolutionary convergence of the highly adapted desert rodent *Tympanoctomys barrerae* (Octodontidae). *Journal of Arid Environments,* 41: 443–452.

O´LEARY, M.A., J.I. BLOCH, J.J. FLYNN, T.J. GAUDIN, A. GIALLOMBARDO *et al.* 2013. The placental mammal ancestor and the Post-K-PG radiation of placentals. *Science,* 339: 662-667.

OLIVERIO, A.M. and L.A. KATZ. 2014. The dynamic nature os genomes across the tree of life. *Genome Biology and Evolution,* 6: 482 488.

O´MALLEY, M.A. 2010. Ernst Mayr, the tree of life, and philosophy of biology. *Biology and Philosophy,* 25: 529-552.

OPARIN, A.I. 1924. The origin of life. Traducción por A. Synge. www.valencia.edu/~orlife.

OREN, Y., M.B. SMITH, N.I. JOHNS, M.K. ZEEVI, D. BIRAN *et al.* 2014. Transfer of noncoding DNA drives regulatory rewiring in bacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 11: 16112-16117.

ORGEL, L.E. 1998. The origin of life –A review of facts and speculations. *Trends in Biochemical Sciences,* 23: 491-495.

ORGEL, L.E. 2002. Some consequences of the RNA world hypothesis. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere,* 33: 211-218.

ORR, H.A. 1990. «Why polyploidy is rarer in animals than in plants» revisited. *American Naturalist,* 136, 759-770.

ORR, H.A., J.P. MASLY and N. PHADNIS. 2007. Speciation in *Drosophila:* from phenotypes to molecules. *Journal of Heredity,* 98: 103-110.

OTTE, D. and J.A. ENDLER, eds. 1989. **Speciation and its consequences**. Sinauer Associates Inc., Publishers, Massachusetts.

OTTO, S. 2007. The evolutionary consequences of polyploidy. *Cell,* 131: 452-462.

OTTO, S.P. and J. WHITTON. 2000. Polyploid incidence and evolution. *Annual Review of Genetics,* 34: 401-437.

OZKAN, H., A.A. LEVY and M. FELDMAN. 2001. Allopolyploidy-induced rapid genome evolution in the wheat *(Aegilops-Triticum)* group. *The Plant Cell,* 13: 1735–1747.

PACE, J.P., C. GILBERT, M.S. CLARK and C. FESCHOTTE. 2008. Repeated horizontal transfer of a DNA transposon in mammals and other tetrapods. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 105: 17023-17028.

PALDI, A. 2003. Stochastic gene expression during cell differentiation: order from disorder? *MLS, Cellular and Molecular Life Science,* 60: 1- 4.

PANOPOULOU, G. and A. POUSTKA. 2005. Timing and mechanism of ancient vertebrate genome duplications–the adventure of a hypothesis. *Trends in Genetics,* 21: 559-567.

PARDIÑAS, U.F.J. 2001. Condiciones áridas durante el Holoceno temprano en el sudoeste de la Provincia de Buenos Aires (Argentina): vertebrados y tafonomía. *Ameghiniana,* 38: 227-236.

PARDIÑAS, U.F.J. 2004. Roedores sigmodontinos (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) y otros micromamíferos como indicadores de ambientes hacia el ensenadense cuspidal en el sudeste de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana,* 41: 437-450.

PARENTI, L.R. and M.C. EBACH. 2013. Evidence and hypothesis in biogeography. *Journal of Biogeography,* 40: 813-820.

PARFREY, L.W., D.J.G. LAHR, A.H. KNOLL and L.A. KATZ. 2011. Estimating the timing of early Eukaryotic diversification with multigene molecular clocks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 108:13624–13629.

PARISH, D.A., P. VISE, H.A. WICHMAN, J.J. BULL and R.J. BAKER. 2002. Distribution of LINEs and other repetitive elements in the karyotype of the bat *Carollia:* implications for X-chromosome inactivation. *Cytogenetics and Genome Research,* 96:191–197.

PASCUAL, R. 1984. La sucesión de las edades mamífero, de los climas y del diastrofismo sudamericano durante el Cenozoico: fenómenos concurrentes. *Anales de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales,* 36: 15-37.

PASCUAL, R. and E. ORTÍZ-JAUREGUIZAR. 1990. Evolving climates and mammal fauna in cenozoic South America. *Journal of Human Evolution,* 19: 23-60.

PASCUAL-ANAYA, J., S. D'ANIELLO, S. KURATANI and J. GARCÍA-FERNÁNDEZ. 2013. Evolution of *Hox* gene clusters in Deuterostomes. *BMC Developmental Biology,* 13:26e.

PASKOFF, R.P. 1977. Quaternary of Chile: the state of research. *Quaternary Research,* 8: 2-31.

PASSAMANECK Y. and K.M. HYLANYCH. 2006. Lophotrochozoan phylogeny assessed with LSU and SSU data: evidence of Lophophorate polyphyly. *Molecular Phylogenetics and Evolution,* 40: 20.28.

PATIÑO, S., T. AALTO, A.A. EDWARDS and J. GRACE. 2002. Is *Raflesia* an endothermic flower? *New Phytologist,* 154: 429-437.

PATERSON, A.H., J.E. BOWERS, R. BRUGGMANN, I. DUBCHAK, I. GRIMWOOD, H. GUNDLACH *et al.* 2009. The *Sorghum bicolor* genome and the diversification of grasses. *Nature,* 457: 551-556.

PATTERSON, N., D.J. RICHTER, S. GNERRE, E.S. LANDER and D. REICH. 2006. Genetic evidence for complex speciation of humans and chimpanzees. *Nature,* 441: 1103- 1108.

PATTON, J.L. 1973. Patterns of geographic variation in karyotype in he pocket gopher, *Thomomys bottae* (Eydoux and Gervais). *Evolution,* 26: 574-586.

PATTON, J.L. and R.E. DINGMAN. 1970. Chromosome studies of pocket gophers, genus *Thomomys.* II. Variation in *T. bottae* in the American southwest. *Cytogenetics and Cell Genetics,* 9: 139-151.

PATTON J.L., M.N. DA SILVA and J.R. MALCOM. 1994. Gene genealogy and differentiation among arboreal spiny rats (Rodentia: Echyimidae) of the Amazon basin: a test of the riverine barrier hypothesis. *Evolution,* 48: 1314-1323.

PATTON, J.L., M.N. DA SILVA, M.C. LARA and M.A. MUSTRANGI. 1997. Diversity, differentiation, and the historical biogeography of nonvolant small mammals on the neotropical forests. Pp. 455-465, In: **Tropical forests remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities** (W. Laurance and R.O. Bierregaard, Jr., eds.). The University of Chicago Press.

PAYSEUR, B.A. and M. PLACE. 2007. Searching the genomes of inbred mouse strains for incompatibilities that reproductively isolate their wild relatives. *Journal of Heredity,* 98: 115-122.

PEARSON, O.P. 1960. Biology of the subterranean rodents, *Ctenomys,* in Perú. *Memorias del Museo de Historia Natural «Javier Prado»,* Lima 9: 1-55.

PECORARO, V., K. ZERULLA, C. LANGE and J. SOPPA. 2011. Quantification of ploidy in proteobacteria revealed the existence of monoploid, (mero-) oligoploid and polyploid species. *PlosONE,* 6: e16392.

PENISSI, E. 2014. Modern symbionts inside cells mimic organelle evolution. *Science,* 346: 532-533.

PERALES, C., E. MORENO and E. DOMINGO. 2015. Clonally and intracellular polyploidy in virus evolution and pathogenesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 112: 8887- 8892.

PÉREZ-LOSADA M., J.T. HOEG and K.A. CRANDALL. 2009. Remarkable convergent evolution in specialized parasitic Thecostraca (Crustacea). *BMC Biology,* 7:15.

PESSIA E., T. MAKINO, M. BAILLY-BECHET, A. MCLYSAGHT and G.A. MARAIS. 2012. Mammalian X chromosome inactivation evolved as a dosage-compensation mechanism for dosage sensitive genes on the X chromosome. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 109: 5346-5351.

PETERS, R.H. 1976. Tautology in evolution and ecology. *The American Naturalist,* 110: 1-12.

PETERSON, K.J. and D.J. EERNISSE. 2001. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences. *Evolution & Development,* 3: 170-205

PETERSON, K.J., M.R. DIETRICH and M.A. MCPEEK. 2009. MicroRNAs and metazoan macroevolution: insights into canalization, complexity and the Cambrian explosion. *BioEssays,* 31: 736-747.

PETERSON, T. and G.B. MÜLLER. 2013. What is evolutionary novelty? Process versus character based definition. *Journal of Experimental Zoology (Molecular Developmental Evolution),* 320B345-350.

PETROV, D.A. 2001. Evolution of genome size: new approaches for an old problem. *Trends in Genetics,* 77: 23–28.

PETROV, D.A., E.R. LOZOSKAYA and D.L. HARTL. 1996. High intrinsic rate of DNA loss in *Drosophila. Nature,* 384: 346-349.

PHILIPPE, H.N. LARTILLOT and H. BRINKMANN. 2005. Multigene analyses of bilaterian animals corroborate the monophyly of ecdysozoa, lophotrocozoa, and protostomia. *Molecular Bi-*

ology and Evolution, 22: 1246-1253.
PHILIPPE H. *et al.* 2009. Phylogenomics revives traditional views on deep animal relationships. *Current Biology,* 19: 706–712.
PICK, K.S. *et al.* 2010. Improved phylogenomic taxon sampling noticeably affects nonbilaterian relationships. *Molecular Biology and Evolution,* 27:1983–1987.
PIELOU, E.C. 1979. **Biogeography.** John Wiley & Sons, New York.
PIGLIUCCI, M. 1996. How organisms respond to environmental changes: from phenotypes to molecules (and vice versa). *Trends in Ecology and Evolution,* 11: 168-173.
PIGLIUCCI, M. 2003. Species as family resemblance concepts: the (dis-) solution of the species problem? *Bioessays,* 25: 596-602.
PIGLIUCCI, M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology and Evolution,* 20: 481-486.
PIGLIUCCI, M. 2007. Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution,* 61: 2743-2749.
PIGLIUCCI, M. 2009. An extended sysnthesis for evolutionary biology. *Annals of the New York Academy of Sciences,* 1168: 218-228.
PIGLIUCCI, M. 2010. Genotype-phenotype mapping and the end of the «genes as blueprint» metaphor. *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 365: 557-566.
PIGLIUCCI, M. and C. D. Schlichting. 1997. On the limits of quantitative genetics for the study of phenotypic evolution. *Acta Biotheoretica,* 45: 143-160.
PIGLIUCCI,M. and J. KAPLAN. 2006. **Making sense of evolution. The conceptual foundations of evolutionary biology.** *The University of Chicago Press,* Chicago.
PIKAARD, C.S. 2000. The epigenetics of nucleolar dominance. *Trends in Genetics,* 16: 495- 500.
PIKAARD, C.S. 2001. Genomic change and gene silencing in polyploids. *Trends in Genetics,* 17: 675-677.
PINEDA-KRCH, M. and K. LEHTILA. 2004. Costs and benefits of genetic heterogeneity within organisms. *Journal of Evolutionary Biology,* 17: 1167-1177.
PONTES, O., R.J. LAWRENCE, N. NEVES, M. SILVA, J.H. LEE, Z.J. CHEN *et al.* 2003. Natural variation in nucleolar dominance reveals the relationships between nucleolus organizer chromatin topology and rRNA gene transcription in *Arabidopsis. Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 100: 11418-11423.
POPPER, K.R. 1972. **Objective knowledge. An evolutionary approach.** *Oxford University Press,* Oxford.
POPPER, K.R. 1972. **Conjeturas y refutaciones. El desarrollo del pensamiento científico.** Paidos Studio Basica, Barcelona.
POPPER, K.R. 1990. **Un mundo de propensiones.** Tecnos, 2º edición, Barcelona.
POR, F.P. 2006. The actuality of Lamarck: towards the bicentenary of his **Philosophie Zoologique.** *Integrative Zoology,* 1: 48-52.
POSADA, D. and K.A. CRANDALL. 2001. Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks. *Trend is Ecology and Evolution,* 16: 37-45.
POSTLETHWAIT, J.H., YAN, Y-L, GATES, M.A., HORNE, S., AMORES, A., BROWNLIE, A., DONOVAN A. *et al.* 1998. Vertebrate genome evolution and the zebrafish gene map. *Nature Genetics,* 18: 345-349.
POSTLETHWAIT, J.H., I.A. WOODS, P. NGO-HAZELETT, Y.L. YANG *et al.* 2000. Zebrafish comparative genomics and the origin of vertebrate chromosomes. *Genome Research,* 10: 1890-1902.
POULSEN, C.J., T. A. EHLERS and N. INSEL. 2010. Onset of convective rainfall during gradual late Miocene rise of the Andes. *Science,* 328: 490-493.
PREMOLI, A.C., T. KITZBERGER and T.T. VEBLEN. 2000. Isozyme variation and recent bio geographical history of the long-lived conifer *Fitzroya cupressoides. Journal of Biogeography,* 27: 251-260.

PRESGRAVES, D.C., L. BALAGOPALAN, S.M. ABMAYR and H.A. ORR. 2003. Adaptive evolution drives divergence of a hybrid inviability gene between two species of *Drosophila*. *Nature,* 423: 715-719.

PRICE, D.C., CH. X. CHAN, H.S. YOON, E.CH. YANG, H. QIU *et al.* 2012. *Cyanophora paradoxa* genome elucidates origin of photosynthesis in algae and plants. *Science,* 335: 843-847.

PRIGOGINE, I. 1973. Irreversibility as a symmetry-breaking process. *Nature,* 246: 67-71.

PRIGOGINE, I. 1980. **From being to becoming. Time and complexity in the physical sciences.** W.H. Freeman and Co., New York.

PRIGOGINE, I. and I. STENGERS. 1984. **Order out of chaos. Man´s new dialogue with nature.** Bantam Books, New York.

PRINGLE, H. 2011. The first americans. *Scientific American,* 305: 20-27.

PROCHNIK, S.E., J. UMEN, A.M. NEDELCU, A. HALLMAN, S.M. MILLER, I. NISHII *et al.* 2010. Genomic analysis of organismal complexity in the multicellular green alga *Volvox carteri. Science,* 329: 223-227.

PRÜFER, K., RACIMO, F., PATTERSON, N., JAY, F., S. SANKARARAMAN, S. SAWYER *et al.* 2014. The complete genome sequence of a *Neanderthal* from the Altai mountains. *Nature,* 505: 43-49.

PSOMOPOULOS, F.E., V.I. SIARKOU, N. PAPNIKOLAOU, I. ILIOPOULOS, A.S. TSAFTARIS *et al.* 2012. The Chlamydiales pangenome revisited: structural stability and functional coherence. *Genes,* 3: 291-305.

PTACEK, M.B., H.C. GERHARDT and R.D. SAGE. 1994. Speciation by polyploidy in treefrogs: multiple origins of the tetraploid *Hyla versicolor. Evolution,* 48: 898.908.

PUIGBÓ, P., A.E. LOBLOSVKY, D.M. KRISTENSEN, Y. I. WOLF and E.V. KOONIN. 2014. Genomes in turmoil: quantification of genome dynamics in prokaryote supergenomes. *BMC Biology,* 12: 66.

PUILL-STEPHAN, E., B.L. WILLIS, L. VAN HERWERDEN and M.J.H. VAN OPPEN. 2009. Chimerism in wild adult populations of the broadcast spawning coral *Acropora millepora* on the Great Barrier Reef. *PLOS ONE*, 4: e775.

PUILL-STEPHAN, E., M.J.H. VAN OPPEN, K. PICHAVANT-RAFINI and B.L. WILLIS. 2011. High potential for formation and persistence of chimeras following aggregated larval settlement in the broadcast spawning coral, *Acropora millepora. Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 279: 699-708.

PURUGGANAN, M.D. 1997. The MADS-box floral homeotic gene lineages predate the origin of seed plants: phylogenetic and molecular clock estimates. *Journal of Molecular Evolution,* 45: 392-396.

PUTNAM, N.H., T. BUTTS, D.E.K. FERRIER, R.F. FURLONG, U. HELLSTEN, T. KAWASHIMA, M. ROBINSON-RECHAVI, E. SHOGUCHI, A. TERRY, JR-K. YU *et al.* 2008. The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype. *Nature,* 453: 1064.1071.

PYATSKOWIT, J.D., C.C. KRUEGER, H.L. KINCAID and B. MAY. 2001. Inheritance of microsatellite loci in the polyploid lake sturgeon *(Acipenser fulvipes). Genome,* 44: 185-191.

QUMSIYEH, M.B. 1994. Evolution of number and morphology of mammalian chromosomes. *Journal of Heredity,* 85: 455-465.

QVARNSTRÖM, A. and R.I. BAILEY. 2009. Speciation through evolution of sex-linked genes. *Heredity,* 102: 4-15.

RABASSA, J., and C.M. CLAPPERTON. 1990. Quaternary glaciations of the southern Andes. *Quaternary Science Reviews,* 9: 153-174.

RABASSA, J., A.M. CORONATO and M. SALEMME. 2005. Chronology of the late Cenozoic Patagonian glaciations and their correlation with biostratigraphic units of the pampean region (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences,* 20: 81-103.

RAFF, R.A. and A.C. LOVE. 2004. Kowalevsky, comparative evolutionary biology, and the in-

telectual lineage of Evo-Devo. *Journal of Experimental Zoology (Molecular Development and Evolution),* 302B: 19-34.

RAFF, R.A. 2008. Origins of the other Metazoan body plans: the evoluton of larval forms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 363: 1473-1479.

RAGHAVAN, M., P. SKOGLUND, K.E. GRAF, M. METPALU, A. ALBRECHTSEN *et al.* 2014. Upper paleolithic Siberian genome reveals dual ancestry of native americans. *Nature,* 505:87-91.

RAMSEY, J. and D.W. SCHEMSKE. 2002. Neopolyploidy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 33: 589-639.

RAO, V. and V. NANJUNDIAH. 2010. J.B.S. Haldane, Ernst Mayr and the beanbag genetics dispute. *Journal of the History of Biology,* 44: 233-281

RÄSÄNEN, M.E., A.M. LINNA, J.C. SANTOS and F.R. NEGRI. 1995. Late Miocene tidal deposits in the amazonian foreland basin. *Science,* 269: 386-390.

RATNAKUMAR, A., S. MOUSET, S. GLÉMIN, J. BERGLUND, N. GALTIER, I. DURET and M.T. WEBSTER. 2010. Detecting positive selection within genomes: the problem of biased gene conversion. *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 365: 2571-2580

RAT GENOME SEQUENCING PROJECT CONSORTIUM. 2004. Genome sequence of the brown norway rat yields insights into mammalian evolution. *Nature,* 428: 493-521.

RAUPP, D.M. and J.J. Sepkoski, Jr. 1984. Periodicity in the extinction of the geologic past. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA., 81: 801-805.

RAYMOND, J., O. ZHAXYBAYEVA, J.P. GOGARTEN, S.Y. GERDES and E. BLANKENSHIP. 2002. Whole-genome analysis of photosynthetic prokaryotes. *Science,* 298: 1616-1620.

RAYMOND, N.A. and T. JARVIK. 2010. Lateral transfer of genes from fungi underlies carotenoid production in aphids. *Science,* 328: 624-627.

READ, B.A., J. KEGEL, M.J. KLUTE, A. KUO, S.C. LEFEBVRE *et al.* 2013. Pan genome of the phytoplankton *Emiliania* underpins its global distribution. *Nature,* 499: 209-213.

REGNER, A.C.K.P. 2010. The structure of the darwinian argument in the origin of species. *History and Philosophy of Science and Technology,* 1: 20-26.

REICH, D., N. PATTERSON, D. CAMPBELL, A. TANDON, S. MAZIERES *et al.* 2012. Reconstructing Native American population history. *Nature,* 488: 370-375.

REIG, O.A. 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. Pp. 404-439, In: **High altitude tropical biogeography** (F. Vuilleumier and M. Monasterio, eds.). Oxord University Press, Oxford.

REIG, O.A. and P. KIBLISKY. 1969. Chromosome multiformity in the genus ctenomys (Rodentia, Octodontidae). *Chromosoma* (Berlin), 28: 211-244.

REIK, W., F. SANTOS and W. DEAN. 2002. Mammalian epigenomics: reprogramming the genome for development and therapy. *Theriogenology,* 59: 21-32.

RENNER, S. 2004. Plant dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. *International Journal of Plant Sciences,* 165: S23-S33.

REYES-PRIETO, A., A.P.M. WEBER and D. BHATTACHARYA. 2007. The origin and establishment of the plastid in algae and plants. *Annual Review of Genetics,* 41: 147-168.

RICE, D.W., A.J. ALVERSON, A.O. RICHARDSON, G.J. YOUNG, M.V. SÁNCHEZ-PUERTA *et al.* 2013. Horizontal transfer of entire genomes via mitochondrial fusion in the angiosperm *Amborella. Science,* 342: 1468-1473.

RICE, W.R. and E.E. HOSTERT. 1993. Laboratory experiments on speciation: what we have learned in 40 years? *Evolution,* 47: 1637- 1653.

RICHARDS, E.J. and S.C.R. ELGIN. 2002. Epigenetic codes for heterochromatin formation and silencing: rounding up the usual suspects. *Cell,* 108: 489-500.

RICHARDS, R.J. 2004. Michael Ruse´s design for living. *Journal of the History of Biology,* 37: 25-38.

RIDLEY, M. 1996. **Evolution.** Blackwell Science, Inc. Second edition, Cambridge, Massachusetts.

RIEDL, R. 1977. A system-analytical approach to macroevolutionary phenomena. *Quarterly Review of Biology,* 52: 351-370.

RIEPPEL, O. 2001. Turtles as hopeful monsters. *BioEssays,* 23, 987-991.

RINKEVICH, B. 2002. Germ cell parasitism as an ecological and evolutionary puzzle: hitchiking with positively selected genotypes. *Oikos,* 96: 25-30.

RINKEVICH, B. 2004. Will two talk together, except they have agreed? *Amos 3:3. Journal of Evolutionary Biology,* 17: 1178-1179.

RINKEVICH B. and I.L. WEISSMAN. 1987. Chimeras in colonial invertebrates: a synergistic simbiosis or somatic- and germ - cell parasitism? *Symbiosis,* 4: 117-134.

RIVERA, M.A. and J.A. LAKE. 2004. The ring of life provides evidence for a genome fusion of eukaryotes. *Nature,* 431: 152-155.

ROEWER, L., M. NOTHNAGEL, L. GUSAO, V. GOMES, M. GONZÁLEZ *et al.* 2013. Continent-wide decoupling of Y-Chromosomal genetic variation from language and geography in native South Americans. *PLOS Genetics,* 9: e1003460.

ROGERS, J.J.W. and M. SANTOS. 2002. Configuration of Columbia, a mesoproterozoic supercontinent. *Gondwana Research,* 5: 5-22.

ROSENBERG, S.M. 2001. Evolving responsively: adaptive mutation. *Nature Genetics,* 2: 504-515.

ROTH, G., K.C. NISHIKAWA and D. WAKE. 1997. Genome size, secondary simplification, and the evolution of the brain of salamanders. *Brain Behavior and Evolution,* 50: 50-59.

ROTH, J.R., E. KOFOID, F.P. ROTH, O.G. BERG, J. SEGER and D.L. ANDERSSON. 2003. Adaptive mutation requires no mutagenesis–only growth under selection: a response. *Genetics,* 165: 2319-2321.

ROTHHAMMER F. and T.D. DILLEHAY. 2009. The late Pliocene colonization of South America: an interdisciplinary perspective. *Annals of Human Genetics,* 73: 540-549.

ROUSE, G.W. 2000a. The epitome of hand waving? Larval feeding and hypotheses of metazoan phylogeny. *Evolution & Development,* 2: 222–233.

ROUSE, G.W. 2000b. Bias? What bias? The evolution of downstream larval-feeding in animals. *Zoologica Scripta,* 29: 213-236.

ROWE D.L, K.A. DUNN, R.M. ADKINS and R.L. HONEYCUTT. 2010. Molecular clocks keep dispersal hypotheses afloat: evidence for trans-atlantic rafting by rodents. *Journal of Biogeography,* 37: 305–324.

RUEDEMANN, R. 1932. Some new middle Cambrian fossils from British Columbia. *Proceedings of the United States National Museum,* 79: 23.

RUPKE, N.A. 1993. Richard Owen´s vertebrate archetype. *Isis,* 84: 231-251.

RUSE, M. 1973. **The structure of scientific theories.** Second edition, University of Illinois Press, Chicago.

RUSE, M. 1975. Charles Darwin´s theory of evolution: an analysis. *Journal of the History of Biology,* 8: 219-241.

RUSSELL, B. 1945. **The history of western philosophy. And its connection with political and social circumstances from the earliest times to present day.** Simon and Schuster, New York.

RUSSELL, B. 1969. **La perspectiva científica.** Ariel, Barcelona.

RUZZANTE, D.E., S.J. WALDE, V.E. CUSSAC, M.L. DALEBOUT, J. SEIBERT *et al.* 2006. Phylogeography of the Percychthidae (Pisces) in Patagonia: roles of orogeny, glaciation, and vulcanism. *Molecular Ecology,* 15: 2949-2968

RYAN, J.F. 2014. Did the Ctenophore nervous system evolve independently? *Zoology,* 117: 225-226.

RYAN, J.F. *et al.* 2013. NISC comparative sequencing program. The genome of the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its implications for cell type evolution. *Science,* 342: 1242592.

SACHS, J.L., R.G. SKOPHAMMER, N. BANSAL and J.S. STAJICH. 2013. Evolutionary origins and diversification of proteobacterial mutualists. *Proceedings of the Royal Society B,* 281: 20132146.

SAGY, Y. 2012. The legacy of social Darwinism: from railroads to the «reinvention» of regulation. Available at SSRN: http://ssrn.com/abstract=2150760 or http://dx.doi.org/10.2139/ssrn.2150760

SAHA, R., A. POHORILLE and I.A. CHEN. 2014. Molecular crowding and early evolution. *Origin of Life and Evolution of the Biosphere,* 44: 319-324.

SAINT PIERRE, M., C.M. BRAVI, J.M.B. MOTTI, N.FUKU, M. TANAKA *et al.* 2012. An alterntive model for the early peopling of southern South America revealed by analyses of three mitochondrial DNA haplogroups. *PLOS One:* e43486.

SALAZAR-CIUDAD, I. 2008. Evolution in biological and nonbiological systems under different mechanisms of generation and inheritance. *Theory in Biosciences,* 127: 343-358.

SÁNCHEZ-CONTRERAS, M., W.D. BAUER, M. GAO, J.B. ROBINSON and J.A. DOWNIE. 2007. Quorum-sensing regulation in *Rhizobia* and its role in symbiotic interactions with legumes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 362: 1149-1163

SANKOFF, D. 2001. Gene and genome duplication. *Current Opinion in Genetics and Development,* 11: 681-684.

SAPP, J. 1983. The struggle for authority in the field of heredity, 1900-1932: new perspectives on the rise of genetics. *Journal of the History of Biology,* 16: 311-42.

SAPP, J. 2004. The dynamics of symbiosis: an historical overview. *Canadian Journal of Botany,* 82: 1046-1056.

SAPP, J. 2005. The prokaryote-eukaryote dichotomy: meanings and mythology. *Microbiology and Molecular Biology Reviews,* 69: 292-305.

SAPP, J. 2006. Two faces of the prokaryote concept. *International Microbiology,* 9:163-172.

SAPP, J. 2009a. Transcending darwinism. Thinking laterally on the tree of life. *History and Philosophy of Life Sciences,* 31: 161-182.

SAPP, J. 2009b. **The new foundations of evolution. On the tree of life.** Oxford University Press, New York.

SARKAR, S. 1998. Wallace´s belated revival. *Journal of Biosciences,* 23: 3-7.

SARKAR, S. 2008. Wallace and natural selection, 1858. *Resonance,* 236-244.

SARKAR, S. 2014. Woese on the received view of ecolution. *RNA Biology,* 11: 220-224.

SMUTS, J. 1926. **Holism and evolution.** MacMillan and Co., Limited, London.

SAUNDERS, P.T. 1999. Darwinism and economic theory. Pp. 259-278. In: **Sociobiology and bioeconomics** (P. Koslowski, ed). Springer, Berlin.

SCHAEFFER, P., B. CAMI and R.D. HOTCHKISS. 1976. Fusion of bacterial protoplasts *(Bacillus subtilis). Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 73: 2151-2155.

SCHLÖTTERER, C. 2000. Evolutionary dynamics of microstellite DNA. *Chromosoma,* 109: 365-371.

SCHMIDT, M. B.J. EVANS and J.P. BOGART. 2015. Polyploidy in amphibia. *Cytogenetics and Genome Research,* 145: 315-330.

SCHMUTZ, J. and J. GRIMWOOD. 2004. Fowl sequence. *Nature,* 432: 679-680.

SCHNELL, G.D. and R.K. SELANDER. 1981. Environmental and morphological correlates of genetic variation in mammals. Pp. 60-69. In: **Mammalian population genetics** (M.H. Smith and J. Joule, eds.). University of Georgia Press, Athens.

SCHOCH, C.A., G-H. SUNG, F. LÓPEZ-GIRÁLDEZ, J.P. TOWSEND, J. MIADLIKOWSKA *et al.* 2009. The Ascomycota tree of life: a phylum-wide phylogeny clarifies the origin and evolution of fun-

damental reproductive and ecological traits. *Systematic Biology,* 58: 224-239

SCHOENFELDER, K.P. and D.T. FOX. 2015. The expanding implications of polyploidy. *Journal of Cell Biology,* 209: 485-491.

SCHRÖDINGER, E. 1951. **Nature and the Greeks, and Science and humanism.** Cambridge University Press, Boston.

SCHRÖDINGER, E. 1964. **My view of the world.** Ox Bow Press, Connecticut.

SCHROEDER, J.W., R.L. HONEYCUTT, A.P. ROONEY, G. HAN, S. BEGALL and M.H. GALLARDO. 2000. Microsatellites from the South American coruro, *Spalacopus cyanus. Molecular Ecology,* 9: 1447-1449.

SCHWARTZ, J.A., N.E. CURTIS and S.K. PIERCE. 2014. Fish labelling reveals horizontally transferred algal *(Vaucheria litorea)* nuclear genome on a sea slug *(Elysia chlorotica)* chromosome. *Biological Bulletin,* 227: 300-312.

SCOTT, L.A., A. KUROIWA, Y. MATSUDA and WICHMAN. 2006. X accumulation of LINE-1 retrotransposons in *Tokudaia osimensis,* a spiny rat with the karyotype XO. *Cytogenetics and Genome Research,* 112: 261–269.

SCRIVEN, M. 1959. Explanation and prediction in evolutionary theory. *Science,* 130: 477-482.

SEA URCHIN GENOME SEQUENCING CONSORTIUM. 2006. The genome of the sea Urchin *Strongylocentrotus purpuratus. Science,* 314: 941-950.

SEEHAUSEN, O., R.K. BUTLIN, I. KELLER, C.E. WAGNER, J.W. BOUGHMAN *et al.* 2014. Genomics and the origin of species. *Nature Reviews Genetics,* 15: 176-192.

SELOSSE, M.A. and C. STRULLU-DERRIEN. 2015. Origins of the terrestrial flora: a symbiosis with fungi? *BIO Web of Conferences,* 4: 00009.

SÉMON, M. and K.H. WOLFE. 2007. Rearrangement rate following the whole-genome duplication in teleosts. *Molecular Biology and Evolution,* 24: 860-867.

SENNETTT, R. 2000. **La corrosión del caracter. Las consecuencias personales del trabajo en el nuevo capitalismo.** Editorial Anagrama, Barcelona.

SENNETTT, R. 2011. **El declive del hombre público.** Editorial Anagrama, Barcelona, España.

SESTAK, M.S. and T. DOMAZET-LOSO. 2015. Phylostratigraphic profiles in zebrafish uncover Chordate origins of the Vertebrate brain. *Molecular Biology and Evolution,* 32: 299–312.

SHAKED, H.K., KASHKUSH, H. OZKAN, M. FELDMAN and A.A. LEVY. 2001. Sequence elimination and cytocine methylation are rapid and reproducible responses of the genome to wide hybridization and allopolyploidy in wheat. *The Plant Cell,* 13: 1749-1759.

SHAPIRO, B. and M. HOFREITER. 2014. A paleogenomic perspective on evolution and gene function: new insights from ancient DNA. *Science,* 343: 1236573-1-1236573-7.

SHARMAN, A.C. and P.W. HOLLAND. 1998. Estimation of *Hox* cluster number in lampreys. *International Journal of Developmental Biology,* 42: 617-620.

SHERWOOD, S.W. and J.L. PATTON. 1982. Genome evolution in pocket gophers (genus *Thomomys).* II. Variation in cellular DNA content. *Chromosoma,* 85: 163-169.

SHOSTAK, S. 1993. A symbiogenic theory for the origin of cnidocysts in Cnidaria. *Bio Systems,* 29: 49-58.

SHUBIN, N.H., E.B. AESCHLER and F.A. JENKINS, Jr. 2006. The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb. *Nature,* 440: 764-771.

SIDDALL, M.E., M.D.S. BRIDGE, S.S. DESSER and D.K. CONE. 1995. The demise of a phylum of protists: phylogeny of Myxozoa and other parasitic Cnidaria. *Journal of Parasitology,* 81: 961-967.

SIMBERLOFF, D.S. 1984a. Properties of coexisting bird species in two archipelagoes. Pp. 234-253. In: **Ecological communities: conceptual issues and evidence**. (D.R. Strong, D.S. Simberloff, L.G. Abele, and A.B. Thistle, eds.) Princeton University Press, New Jersey.

SIMBERLOFF, D.S. 1984b. The great God of competition. *The Sciences,* 24: 17-22.

SIMBERLOFF, D.S. and W. BOECKLEN. 1981. Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. *Evolution,* 35: 1206-1228.
SIMPSON, G.G. 1980. **Splendid isolation. The curious history of South American mammals.** Yale University Press, Connecticut.
SIMPSON G.G. 2003. Evolution of flowering in response to day length: flipping the Constans switch. *Bioessays,* 9: 829-832.
SINGH, A., D.M. WOLF, P. WANG and A.P. ARKIN. 2008. Modularity of stress response evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 105: 7500-7505.
SINGH, P.K, G. BOURQUE, N.L. CRAIG, J.T. DUBNAU C. FESCHOTTE *et al.* 2014. Mobile genetic elements and genome evolution. *Mobile DNA,* 5: 26.
SMITH, C.S. 2004. Wallace´s unfinished business. *Complexity,* 10: 25-32.
SMITH, C.S. 2006. Reflections on Wallace. *Nature,* 443: 33-34.
SMITH, C.S. 2011. Natural selection: a concept in need of some evolution? *Complexity,* 17: 8-17.
SMITH, C.S. 2012. Alfred Russel Wallace and the elimination of the unfit. *Journal of Biosciences,* 37: 203-205.
SMITH, C.S. 2013. A further look at the 1858 Wallace-Darwin mail delivery question. *Biological Journal of the Linnean Society,* 108: 715-718.
SMITH, M.R. and J-B. CARON. 2015. *Hallucigenia*'s head and the pharyngeal armature of early ecdysozoans. *Nature,* 523:75-79.
SMITH, N.G.C. and A. EYRE-WALKER. 2002. Adaptive protein evolution in *Drosophila. Nature,* 415: 1022-1024.
SMOUSE, P.E. 2000. Reticulation inside the species boundary. *Journal of Classification,* 17: 165-173.
SMUTS, J.C. 1926. **Holism and evolution.** The MacMillan Company, New York.
SNEATH, P.H. and R.R. SOKAL. 1973. **Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification.** W.H. Freeman and Company, San Francisco.
SOKAL, A. and J. BRICMONT. 1999. **Imposturas intelectuales.** Editorial Paidos, Barcelona.
SOLTIS, D.E. and P.S. SOLTIS. 1995. The dynamic nature of polyploid genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences,* USA., 92: 8089-8091.
SOLTIS, D.E. and P.S. SOLTIS. 1999. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trends in Ecology and Evolution,* 14: 348-352.
SOLTIS, D.E, P.S. SOLTIS and J.A. TATE. 2003. Advances in the study of polyploidy since plant speciation. *New Phytologist,* 161: 173-191.
SOLTIS, P.S. and D.E. SOLTIS. 2000. The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 97: 7051- 7057.
SOLTIS, D.E., C.J. VISGER and P.S. SOLTIS. 2014. The polyploidy revolution then… and now: Stebbins revisited. *American Journal of Botany,* 101: 1057-1078.
SOLTIS, P.S., X. LIU, D.B. MARCHANT, C.J. VISGER and D.E. SOLTIS. 2014. Polyploidy and novelty: Gottlieb's legacy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 369: 20130351.
SOMMERFELDT A.D. and J.D.D. BISHOP. 1999. Random amplified polymorphic DNA (RAPDS) analysis reveals extensive natural chimerism in a marine protochordate. *Molecular Ecology,* 8: 855-890.
SOMMERFELDT, A.D., J.D.D. BISHOP and C.A. WOOD. 2003. Chimerism following fusion in a clonal ascidian (Urochordata). *Biological Journal of the Linnean Society,* 79: 183-192.
SONG, K., P. LU, , K. TANG and T.C. OSBORN. 1995. Rapid genome change in synthetic polyploids in *Brassica* and its implications for polyploid evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 92: 7719-7723.
SOPPA, J. 2011. Ploidy and gene conversion in archaea. *Biochemical Society Transactions,* 39: 150-154.

SOREK R., KUNIN, V. and P. HUGENHOLTZ. 2008. CRISPR. A widespread system that provides acquired resistance against phages in Bacteria and Archaea. *Nature Reviews Microbiology,* 6: 181-186.

SOUSA, V. and J. HEY. 2013. Understanding the origin of species with genome-scale data: modelling gene flow. *Nature Reviews Genetics,* 14: 404-414.

SPAANS, A.K., J. VAN DER OOST and S.W.M. KENGEN. 2015. The chromosome copy number of the hyperthermophylic Archaeon *Thermococcus kodakarensis kodi. Extremophiles,* 19: 741-750.

SPANG, A., J. MARTIJN, J.H. SAW, E. A. LIND, L. GUY and T.J.G. ETTEMA. 2013. Close encounters of the third domain: the emerging genomic view of Archaeal diversity and evolution. *Archaea.* ID 202358, 12 pages. http://dx.doi.org/10.1155/2013/202358.

SPANG, A., J.H. SAW, S.L. JØRGENSEN, K. ZAREMBA-NIEDZWIEDZKA, J. MARTIJN, A.E. LIND *et al.* 2015. Complex archaea that bridge the gap between prokaryotes and eukaryotes. *Nature,* 521: 173-179.

SPENCER, H. 2000. Population genetics and the evolution of genomic imprinting. *Annual Review of Genetics,* 34: 457- 477.

SPINOZA, B. 1994. **A Spinoza reader.** Princeton University Press, New Jersey.

SPRING, J. 1997. Vertebrate evolution by interpecific hybridization –are we polyploid? *Federation of European Biochemistry Society,* 400: 2-8.

SPRING, J. 2003. Major transitions in evolution by gene fusions: from prokaryotes to eukaryotes, metazoans, bilaterians and vertebrates. *Journal of Structural and Functional Genomics,* 3: 19-25.

SRIVASTAVA, M., O. SIMAKOV, J. CHAPMAN, B. FAHEY, M.E.A. GAUTHIER *et al.* 2010. The *Amphimedon queenslandica* genome and the evolution of animal complexity. *Nature,* 466: 720-727.

STALEY, M. 2002. Darwinian selection leads to Gaia. *Journal of Theoretical Biology,* 218: 35-46.

STANIER, R.Y. and C.B. VAN NIEL. 1962. The concept of a bacterium. *Archiv für Mikrobiologie,* 42: 17-35.

STAT, M., A.C. BAKER, D.G. BOURNE, A.M.S. CORREA, S. FORSMAN *et al.* 2012. Molecular delineation of species in the coral holobiont. *Advances in Marine Biology,* 63: 1-65.

STEBBINS, G.L. 1950. **Variation and evolution in plants**. Columbia University Press, New York.

STEBBINS, G.L. 1971. **Chromosomal evolution in higher plants.** Edward Arnold Publishers, London.

STEELE, R.E., CH.N. DAVID and U. TECHNAU. 2011. A genomic view of 500 million years of Cnidarian evolution. *Trends in Genetics,* 27: 7-13.

STERN, D.L. 2013. The genetic causes of convergent evolution. *Nature Reviews Genetics,* 14: 751-764

STOCKER, H. and E. HAFEN. 2000. Genetic control of cell size. *Current Opinions in Genetics and Development,* 10: 529-535.

STOREY, A.A., J.M. RAMÍREZ, D. QUIROZ, D.V. BURLEY, D.J. ADDISON, R. WALTER, A.T. ANDERSON *et al.* 2007. Radiocarbon and DNA evidence for a pre-columbian introduction of polynesian chickens to Chile. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 104: 10335-10339.

STORZ, J.F., S.J. SABATINO, F.C. HOFFMANN, E.J. GERING, H. MORIYAMA, N. FERRAND, B. MONTEIRO and M.W. NACHMAN. 2007. The molecular basis of high-altitude adaptation in deer mice. *PLOS Genetics,* 3: e45.

STRASBURG, J.L, N.A. SHERMAN, K.W. WRIGHT, L.C. MOYLE, J.H. MILL *et al.* 2012. What can patterns of differentiation across plant genomes tell us about adaptation and speciation? *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 367: 364-373.

STRATHMANN, R.R. and D.J. EERNISSE. 1994. What molecular pylogenies tell us about the evolution of larval forms. *American Zoologist,* 34: 502-512.

SUÁREZ-VILLOTA, E.Y., R.A. VARGAS, C.L. MARCHANT, J.E. TORRES, N. KÖHLER, J.J. NÚÑEZ *et al.* 2012. Distribution of repetitive DNAs and the hybrid origin of the red vizcacha rat (Octodontidae). *Genome,* 55:105-117.

SUGIMOTO, T. 2002. Darwinian evolution does not rule out the Gaia hypothesis. *Journal of Theoretical Biology,* 218: 447-455.

SUNNUCKS, P. 2000. Efficient genetic markers for population biology. *Trends in Ecology and Evolution,* 15: 199-203.

SUPPE, F. 1977. **The structure of scientific theories.** Segunda Edición, University of Chicago Press. Chicago.

SUPPE, F. 2000. Understanding scientific theories: an assessment of developments, 1969-1998. *Philosophy of Science,* 67 (Proceedings) S102-S115.

SUTOU S., Y. MITSUI and K. TSUCHIYA. 2001. Sex determination without the Y chromosome in two japanese rodents, *Tokudaia osimensis osimensis* and *T. Osimensis spp. Mammalian Genome,* 12: 17-21.

SYTSMA, K.J. and J.C. PIRES. 2001. Plant systematics in the next 50 years –re-mapping the new frontier. *Taxon,* 50: 713-732.

SYVANEN, M. 2012. Evolutionary implications of horizontal gene transfer. *Annual Reviews of Genetics,* 46: 341-358.

SYVANEN, M. and J. DUCORE. 2010. Whole genome comparisons reveal a possible chimeric origin for a major metazoan assemblage. *Journal of Biological Systems,* 18: 261-275.

TANG, H., X. WANG, J.E. BOWERS, R. MING, M. ALAM and A.H. PATERSON. 2008. Unravelling ancient hexaploidy through multiply-aligned angiosperm gene maps. *Genome Research,* 18: 1944-1954.

TATE, J.A. and B.B. SIMPSON. 2003. Paraphyly of *Tarasa* (Malvaceae) and diverse origins of the polyploid species. *Systematic Botany,* 28: 723-737.

TEICHMANN, S.A. and M.M. BABU. 2004. Gene regulatory network growth by duplication. *Nature Genetics,* 36: 492-496.

THEISSEN, G. 2009. Saltational evolution: hopeful monsters are here to stay. *Theory in Biosciences,* 128: 43-51.

TELFORD, M.J., G.E. BUDD and H. PHILIPPE. 2015. Phylogenomic insights into animal evolution. *Current Biology,* 25, pR876–R887.

TETA, P., U.F.J. PARDIÑAS, DANIEL E. UDRÍZAR SAUTHIER and M.H. GALLARDO. 2014. A new species of the tetraploid vizcacha rat *Tympanoctomys* (Caviomorpha, Octodontidae) from Central Patagonia, Argentina. *Journal of Mammalogy,* 95: 60-71.

THE FRENCH–ITALIAN PUBLIC CONSORTIUM FOR GRAPEVINE GENOME CHARACTERIZATION. 2007. The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. *Nature,* 449: 463-468.

THE HUMAN GENOME. 2001. *Nature,* 409: 814- 958.

THEWISSEN, J.G.M. and E.M. WILLIAMS. 2002. The early radiation of cetacea (Mammalia): evolutionary pattern and developmental correlations. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 33: 73-90.

THOMPSON, D.W. 1961. **On growth and form** (reedited). Cambridge University Press, Cambridge.

THOMPSON, P. 1986. The interaction of theories and the semantic construction of evolutionary theory. *Philosophica,* 37: 73-86.

TODES, D.P. 1987. Darwin´s malthusian metaphor and russian evolutionary thought, 1859-1917. *ISIS,* 78: 537-551.

TOFFLER, A. 1990. **El cambio de poder. Powershift.** Plaza & Janés Editores, SA., Barcelona.

TONNI, E.P., A.L. CIONE and A. FIGINI. 1999. Predominance of arid climates indicated by mam-

mals in the pampas of Argentina during the late Pleistocene and Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology,* 147: 257-281.

TORRES, M.R., C.E. BORGHI, S.M. GIANNONI and A. PATTINI. 2003. Portal orientation and architecture of burrows in *Tympanoctomys barrerae* (Rodentia, Octodontidae). *Journal of Mammalogy,* 84: 541–546.

TREMETBERGER, K., E. URTUBEY, A. TERRAB, C.M. BAEZA, M.A. ORTIZ, M. TALAVERA, C. KÖNIG *et al.* 2009. Pleistocene refugia and polytopic replacement of diploids by tetraploids in the Patagonian And subantarctic plant *Hypochaeris incana* (Asteraceae, Cichorieae). *Molecular Ecology,* 18: 3668-3682.

ULLER T., I. PEN, E. WAPSTRA, L.W. BEUKEBOOM and L. KOMDEUR. 2007. The evolution of sex ratios and sex-determining systems. *Trends in Ecology and Evolution,* 22: 292-297.

VALENTINE, J.W. 2004. **On the origin of phyla.** The University of Chicago Press, Chicago.

VALENZUELA N. and F.J. JANZEN. 2001. Nest-site philopatry and the evolution of temperature-dependent sex determination. *Evolutionary Ecology Research,* 3: 779-794.

VAN DE PEER, Y. 2011. A mystery unveiled. *Genome Biology,* 12: 113-114.

VAN DE PEER, Y., S. MAERE and A. MEYER. (2009). The evolutionary significance of ancient genome duplications. *Nature Reviews Genetics,* 10: 724-732.

VAN DE PEER, Y., S. MAERE and A. MEYER. 2010. 2R or not 2R is not the question anymore. *Nature Reviews Genetics,* 11: 166.

VAN LEUVEN, J.T., R.C. MEISTER, C. SIMON and J.P. MCCUTCHEON. 2014. Sympatric speciation in a bacterial endosymbiont results in two genomes with the functionally of one. *Cell,* 158: 1270-1280.

VAN WYHE, J. and K. ROOKMAAKER. 2012. A new theory to explain the receipt of Wallace´s Ternate essay by Darwin in 1858. *Biological Journal of the Linnean Society,* 105: 249-252.

VAUGHAN, T.A. 1978. **Mammalogy.** W.B. Saunders Company, Philadelphia.

VENKATESH, B., A.P. LEE, V. RAVI, A.K. MAURYA, M.M. LIAN *et al.* 2014. Elephant shark genome provides unique insights into Gnathostome evolution. *Nature,* 505: 174-179.

VENTURA M., N. ARCHIDIACONO and M. ROCCHI. 2001. Centromere emergence in evolution. *Genome Research,* 11:595–599.

VENTURA, M., S. WEIGL, L. CARBONE, M.F. CARDONE, D. MISCEO, M. TETI, P. D'ADDABBO, A. WANDALL, E. BJÖRCK *et al.* 2004. Recurrent sites for new centromere seeding. *Genome Research,* 14: 1696–1703.

VERMEIJ, G.J. 1994. The evolutionary interaction among species: selection, escalation, and coevolution. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 25: 219-236.

VESTIGIAN, K., C.R. WOESE and N. GOLDENFELD. 2006. Collective evolution and the genetic code. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 103: 20696-20701.

VICTORIANO, P., J.C. ORTIZ, E. BENAVIDES, B.J. ADAMS and J.W. SITES Jr. 2008. Comparative phylogeography of codistributed species of Chilean *Liolaemus* (Squamata: Tropiduridae) from the Central-Southern Andean range. *Molecular Ecology,* 17: 2397-2416.

VIGILANT, L., M. STONEKING, H. HARPENDING, K. HAWKES and A.L. WILSON. 1991. African populations and the evolution of human mitocondrial DNA. *Science,* 253: 1503-1507.

VILLAGRÁN, C. and L.F. HINOJOSA. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural,* 70: 241-267.

VINOGRADOV, A.E. 1998. Genome size and GC-percent in vertebrates as determined by flow cytometry: the triangular relationship. *Cytometry,* 31: 100-109.

VINOGRADOV, A.E, and A. CHUBINISHVILI. 1999. Genome reduction in a hemiclonal frog *Rana esculenta* from radioactively contaminated areas. *Genetics,* 151: 1123-1125.

VINOGRADOV, A.E., L.J. BROKIN, R. GÜNTHER and J.M. ROSANOV. 1990. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males: cytological evidence from DNA flow cytometry.

Genome, 33: 619-627.

VOGAN, A.A. and P.G. Higgs. 2011. The advantages and disadvantages of horizontal gene transfer and the emergence of the first species. *Biology Direct,* 6: 1.

VOJE, K.L., O.H. HOLRN, L.H. LIOW and N.C. STENSEH. 2015. The role of biotic forces in driving macroevolution: beyond the Red Queen. *Proceedings of the Royal Societey B,* 282: 20150186.

VON SYDOW, M. 2014. Survival of the fittest in Darwinian metaphysics. Tautology or testable theory? Pp. 199-222. In: **Reflecting on Darwin** (E. Voigts, B. Schaff & Pietrzak-Franger, eds.). Farnham, London: Ashgate.

VRANA, P.B., X-J. GUAN, R.S. INGRAM and S.M. TILGHMAN. 1998. Genomic imprinting is disrupted in interspecific *Peromyscus* hybrids. *Nature Genetics,* 20: 362-365.

VRANA, P.B., J.A. FOSSELLA, P. MATTESON, T. DEL RÍO, M.J. O´NEILL and S.M. TILGHMAN. 2000. Genetic and epigenetic incompatibilities underlie hybrid dysgenesis in *Peromyscus. Nature Genetics,* 25: 120-124.

VRBA, E.S. 1980. Morphological and environmental change: how do they relate in time? *South African Journal of Science,* 76: 61-84.

WADDINGTON, C.H. 1957. **The strategy of the genes. A discussion of some aspects of theoretical biology.** Routledge Library Editions: 20th Century Science. New York.

WADDINGTON, C.H. 1961. **The nature of life.** The Scientific Book Club, London.

WADDINGTON, C.H. 1967. **Discussion. in mathematical challenges to the Neodarwinian interpretation of evolution** (P.D. Morehead and M.M. Kaplan, eds.). Winstar Institute, Pennsylvania.

WADE, C.M., E.J. KULBOKAS III, A.W. KIRBY, M.C. ZODY, J.C. SULLIVAN, E.S. LANDER, K. LINDBLAD-TOH and M.J. DALY. 2002. The mosaic structure of variation in the laboratory mouse genome. *Nature,* 420: 574-578.

WAGNER, G.P. 2007. The developmental genetics of homology. *Nature Reviews Genetics,* 8: 473-479.

WAGNER, G.P., CH-H. CHIU and M. LAUBICHLER. 2000. Developmental evolution as a mechanistic science: the inference from developmental mechanisms to evolutionary processes. *The American Zoologist,* 40: 819-831.

WAGNER, G.P. and M.D. LAUBICHLER. 2004. Rupert Riedl and the re-synthesis of evolutionary and developmental biology: body plans and evolvability. *Journal of Experimental Zoology,* 302B: 92-102.

WAGNER, G.P. and V.J. LYNCH. 2005. Molecular evolution of evolutionary novelties: the vagina and uterus of therian mammals. *Journal of Experimental Zoology (Molecular Developmental Biology),* 304B: 580-592.

WAGNER, G.P. and V.J. LYNCH. 2010. Evolutionary novelties. *Current Biology,* 20: R48-R52.

WAHRMAN, J.R. GOITEIN and E. NEVO. 1969. Geographic variation of chromosome forms in *Spalax,* a subterranean rodent of restricted mobility. Pp. 30-48. In: **Comparative mammalian cytogenetics** (K. Benirschke, ed.). Springer Verlag, New York.

WALLACE, A.R. 1855. On the law that has regulated the introduction of a new species. *Annals and Magazine of Natural History,* 16: 184-196. http://people.wku.edu/charles.smith/wallace/S020.htm.

WALLACE, A.R. 1858. On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type. (trabajo presentado en la reunion de la Linnean Society el 1 de Julio, 1858. *Journal of the Linnean Society of London (Zool.),* 3: 45-62. http://people.wku.edu/charles.smith/wallace/S043.htm.

WALLACE, A.R. 1880. The origin of species and genera. http://people.wku.edu/charles.smith/wallace/S322.htm.

WALLIS, M.C., P.D. WATERS and J.A.M. MARSHALL-GRAVES. 2008. Sex determination in Mam-

mals before and after the evolution of *Sry. Cellular and Molecular Life Sciences,* 65: 3182-3195.
WANG, Y-Y., B. LIU, X-Y. ZHANG, Q-M ZHOU, T. ZHANG *et al.* 2014. Genome characteristics reveal the impact of lichenization on lichen-forming fungus *Endocarpon pusillum* Hedwig (Verrucariales, Ascomycota). *BMC Genomics,* 15: 34.
WARREN, W.C. 2008. Genome analysis of the platypus reveals unique signatures of evolution. *Nature,* 453: 175-184.
WARREN W.C., L.W. HILLIER, J.A.M. GRAVES, E. BIRNEY, C.P. PONTING *et al.* 2008. Genome analysis of the Platypus reveals unique signatures of evolution. *Nature,* 453: 175-183.
WATANABE, M.E. 2005. Generating heat: new twists in the evolution of endothermy. *Bioscience,* 55: 470-475.
WEBER, B.H. 2009. On the emergence of living systems. *Biosemiotics,* 2: 343-359.
WEBER, B.H. 2010. What is life? Defining life in the context of emerging complexity. *Origin of Life and the Evolution of the Biosphere,* 40: 221 229.
WEBER, B.H. 2011. Extending and expanding the Darwinian synthesis: the role of complex systems dynamics. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences,* 42: 75-81.
WEBER, B. 2015. Life. **The Stanford Encyclopedia of Philosophy** (Spring 2015 Edition). Edward N. Zalta (ed.). http://plato.stanford.edu/archives/spr2015/entries/life/
WENDEL, J.F. 2000. Genome evolution in polyploids. *Plant Molecular Biology,* 22: 225-249.
WEISS, K.M. 2014. What works works. But what works? *Evolutionary Anthropology,* 23: 50-55.
WEISS, K.M. and A.V. BUCHANAN. 2009. The cooperative genome: organisms as social contracts. *The International Journal of Developmental Biology,* 53: 753-763.
WEISS, K.M. and A.V. BUCHANAN. 2011. Is life law-like? *Genetics,* 188: 761-771.
WESSLER, S.R. 2006. Transposable elements and the evolution of eukaryotic genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 103: 17600-17601.
WESSLER, S.R. and J.C. CARRINGTON. 2005. Genome studies and molecular genetics: the consequence of gene and genome duplication in plants. *Current Opinion in Plant Biology,* 8: 119-121.
WEST, G.W., J.H. BROWN and B.J. ENQUIST. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science,* 276: 122-126.
WEST, G.W., J.H. BROWN and B.J. ENQUIST. 1999. The fourth dimension of life. Fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science,* 284: 1677-1679.
WEST, S.A. 2009. **Sex allocation.** Princeton University Press. New Jersey.
WESSELINGH, E.P. 2006. Miocene long-lived lake Pebas as a stage of mollusc radiations and implications for landscape evolution in western Amazonia. *Scripta Geologica,* 133: 1.17.
WESSELINGH, F.P., M.E. RÄSÄNEN, G. IRION, H.B. VONHOF, R. KAANDORP *et al.* 2001. Lake Pebas: a paleoecological reconstruction of a Miocene, long-lived lake complex in western Amazonia. *Cainozoic Research,* 1: 25-81.
WESSELINGH, F.P. and J.A. SALO. 2006. Miocene perspective on the evolution of the amazonian biota. *Scripta Geologica,* 133: 439-458.
WHEELER, W. *et al.* 2006. **Dynamic homology and phylogenetic sistematics: a unified approach using POY.** Published in cooperation with NASA Fundamental Space Biology, the US Army Research Laboratory and the US Army Research Office. New York.
WHITE, C.E. and S.C. WINANS. 2007. Cell–cell communication in the plant pathogen *Agrobacterium tumefaciens. Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 362: 1135-1148.
WHITEHEAD, A.N. 1920. **The concept of nature.** Cambridge at the University Press, London.
WHITEHEAD, A.N. 1967. **The aims of education and other essays**. The Free Press, New York.
WHITEHEAD, A.N. 1978. **Process and reality. An essay in cosmology** (Griffin, D.R. and D.W. Sherburne, eds). The Free Press. Collier Macmillan Publishers, London.
WHITE, M.J.D. 1978. **Modes of speciation.** W. H. Freeman and Company, San Francisco.

WHITFIELD, J. 2005. Order out of chaos. *Nature,* 436: 905-907.

WHITTINGTON, C.M. 2008. Defensins and the convergent evolution of platypus and reptile venom genes. *Genome Research,* 18: 986-994.

WHYNNE-EDWARDS, V.C. 1965. Self-regulating systems in populations of animals. *Science,* 147: 1543-1548.

WIKRAMANAYAKE, A.H. 2013. Heads or tails? *Molecular Reproduction and Development,* 80: 1.

WILKINS, A.S. 2002. **The evolution of developmental pathways.** Sinauer Associates, Inc. Publishers. Massachusetts.

WILKINS, A.S. 2009. Waddington's unfinished critique of Neo-darwinian genetics: then and now. *Biological Theory,* 3: 224-232.

WILSON, E.O. 1975. **Sociobiology. The new synthesis.** The Belknap Press of Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts.

WILLIAMS, D., G.P. FOURNIER, P. LAPIERRE, K.S. SWITHERS, A.G. GREEN *et al.* 2011. A rooted net of life. *Biology Direct,* 6: 45.

WILLIAMS, T.A. and T.M. EMBLEY. 2015. Changing ideas about Eukaryotic origins. *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 370: 20140318.

WILLIAMSON, D.I. 1996. Types of evolution. *Journal of Natural History,* 30: 1111-1112.

WILLIAMSON, D.I. 2001. Larval transfer and the origins of Larvae. *Zoological Journal of the Linnean Society,* 131: 111-122.

WILLIAMSON, D.I. 2003. **The origins of larvae.** Kluwer Academic Publishers. London

WILLIAMSON, D.I. 2009. Caterpillars evolved from Onychophorans by hybridogenesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 106: 19901-19905.

WILLIAMSON, D.I. 2012. The origins of Chordate larvae. *Cell & Developmental Biology,* 1: 1.

WILLIAMSON, D.I. 2013. Larvae, lophophores and chimeras in classification. *Cell & Developmental Biology,* 2:4.

WILLIAMSON, D.I. 2014. The origin of barnacles (Thecostraca, Cirripedia). *Crustaceana,* 87: 755-765.

WILLIAMSON, D.I. and S.E. VICKERS. 2007. The origins of larvae. *The American Scientist,* 95: 509-516.

WILLIAMSON, D. and N.G.J. BOERBOOM. 2012. Experimental hybrids between Ascidians and sea urchins. *Scientific Reports,* 1: 4.

WILLYARD, C. 2017. A new twist on epigenetics. *Nature,* 542: 406-408.

WOESE, C.R. 1979. A proposal concerning the origin of life on the planet Earth. *Journal of Molecular Evolution,* 13: 95-101.

WOESE, C.R. 1987. Bacterial evolution. *Microbiological Reviews,* 51: 221-271.

WOESE, C.R. 1994. There must be a Prokaryote somewhere: microbiology´s search for itself. *Microbiological Reviews,* 58: 1-9.

WOESE, C.R. 1996. Phylogenetic trees: whither microbiology? *Current Biology,* 6: 1060-1063.

WOESE, C.R. 1998. The universal ancestor. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA. 95: 6854-6859

WOESE, C.R. 2000. Interpreting the universal phylogenetic tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 97: 8392-8396.

WOESE, C.R. 2002. On the evolution of cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 99(13): 8742-8747.

WOESE, C.R. 2004. A new biology for a new century. *Microbiology and Molecular Biology Reviews,* 68: 173-186.

WOESE, C.R. and G.E. FOX. 1977. Phylogenetic structure of the Prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA 74: 5088-5090.

WOESE, C.R., O. KANDLER and M.L. WHEELIS. 1990. Towards a natural system of organisms:

proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eukarya. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 87: 4576- 4579.

WOESE, C.R. and N. GOLDENFELD. 2009. How the microbial world saved evolution from the Scylla of molecular biology and the Charybdis of the modern synthesis. *Microbiology and Molecular Biology Reviews,* 73: 14-21.

WOLFE, K.H. 2001. Yesterday´s polyploids and the mystery of diploidization. *Nature Genetics,* 2: 333- 341.

WOLFE, K.H. and SHIELDS, D.C. 1997. Molecular evidence for an ancient duplication of the entire yeast genome. *Nature,* 387: 708-713.

WOLFE, K.H. and W.H. LI. 2003. Molecular evolution meets the genomic revolution. *Nature Genetics Supplement,* 33: 255-265.

WOLFRAM, S. 1984. Cellular automata as models of complexity. *Nature,* 311: 419-424.

WOODBURNE, M.O. 2010. The Great American Biotic Interchange: dispersal, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution,* 17: 245-264.

WOUTERS, A. 2005. The functional perspective of organismal biology. Pp. 33-69. In: **Current themes in theoretical biology: a dutch perspective** (T.A.C. Reydon and L. Hemerik., eds.). Springer, Dordrecht.

WRAY, G.A., M.W. HAHN, E. ABOUHEIF, J.P. BLHOFF, M. PIZER, M.V. ROCKMAN and L.A. ROMANO. 2003. The evolution of transcriptional regulation in eukaryotes. *Molecular Biology and Evolution,* 20: 1377-1419.

WRIGHT, S. 1978. **Evolution and the genetics of populations. Vol. 4. Variability within and among natural populations.** The University of Chicago Press, Chicago.

WU, C. and J. MORRIS. 2001. Gene, genetics and epigenetics: a correspondence. *Science,* 293: 1103-1105.

WURSTER-HILL, D.H. 1973. Chromosomes of eight species from five families of Carnivora. *Journal of Mammalogy,* 54: 753-760.

WYSS, A.R., J.J. FLYNN, M.A. NORELL, C.C. SWISHER, R. CHARIER, M.J. NOVACECK and M.C. MCKENNA. 1993. South America´s earliest rodents and recognition of a new interval of mammalian evolution. *Nature,* 365: 434-437.

XU, J., M. PÉREZ-LOZADA M. C.G. JARA and K.A. CRANDALL. 2009. Pleistocene glaciation leaves deep signature on the freshwater crab *Aegla alacalufi* in Chilean Patagonia. *Molecular Ecology,* 18: 904-918.

XU, P-F., N. HOUSSIN, K.F. FERRY-LAGNEAU, B. THISSE and C. THISSE. 2014. Construction of a vertebrate embryo from two opossing morphogen gradients. *Science,* 344: 87.89.

XU, X., Z. ZHOU, X. WANG, X. KUANG, F. ZHANG *et al.* 2003. Four-winged dinosaurs from China. *Nature,* 421, 335-340.

YANG, A., J. ORTEGA-HERNÁNDEZ, S. GERBERB, N.J. BUTTERFIELD, J-B HOUA, T. LAN and X.G. ZHANG. 2015. A superarmored lobopodian from the Cambrian of China and early disparity in the evolution of onychophora. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 112: 8678-8683.

YANG, X. and X. SHI. 2007. Gametic nuclear exchange during the conjugation of *Paramecium polycaryum*. *Japanese Journal of Protozoology,* 40: 113-120.

YANOVSKY M.J. and S.A. KAY. 2003. Living by the calendar: how plants know when to flower. *Nature Reviews in Molecular and Cell Biology,* 4: 265-275.

YODER, A.D. 2013. Fossils versus clocks. *Science,* 339: 656-658.

YOKOYAMA, S., T. TADA, H. ZHANG and L. BRITT. 2008. Elucidation of phenotypic adaptations: molecular analyses of dim-light vision proteins in vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA, 105: 13480-13485.

ZAVALA-GUILLÉN A.K., Y. HIRAI, T. TANOUE and H. HIRAI. 2004. Transcriptional repression me-

chanisms of nucleous organizer regions (NORS) in human and chimpanzees. *Chromosome Research,* 12: 225-237.

ZEMLAK, T.S., E.M. HABITS, S.J. WALDE, M.A. BATTINI, E.D.M. ADAMS and D.E. RUZZANTE. 2008. Across the Southern Andes on fin: glacial refugia, drainage reversals and a secondary contact zone revealed by the phylogeographical signal of *Galaxias platei* in Patagonia. *Molecular Ecology,* 17: 5049-5061.

ZHAO, G., M. SUN, S. WILDE, A. SIMON and S.Z. LI. 2004. A Paleo-mesoproterozoic supercontinent: assembly, growth and breakup. *Earth Science Reviews,* 67: 91-123.

ZHONG, B., L.SUN and D. PENNY. 2015. The origin of land plants: a phylogenomic perspective. *Evolutionary Bioinformatics,* 11: 137-141.

ZIMMER, C. 2009. On the origin of life on Earth. *Science,* 323: 198-199.

Índice alfabético

En *cursiva* se marcaron los nombres de especies, palabras y expresiones en latín o idioma distinto al castellano, y algunos términos científicos. Los autores citados se marcaron con **negritas;** las referencias corporativas en VERSALITAS. Una combinación de vírgula/ y [llaves] señala las entradas fundidas.

A

B

C



D

I, J, K

O, P

Q, R



T

U, V

W, X, Y, Z